

Testung von Gibberellinanwendungen im Energiepflanzenanbau

Von der Fakultät für Lebenswissenschaften
der Technischen Universität Carolo-Wilhelmina

zu Braunschweig

zur Erlangung des Grades

einer Doktorin der Naturwissenschaften

(Dr. rer. nat.)

genehmigte

D i s s e r t a t i o n

von Doreen Koltermann
aus Bad-Saarow Pieskow

1. Referent: Professor Dr. Theodor Lange
2. Referent: apl. Professor Dr. Dirk Selmar
eingereicht am: 30.09.2013
mündliche Prüfung (Disputation) am: 23.01.2014

Druckjahr 2014

Vorveröffentlichungen der Dissertation

Teilergebnisse aus dieser Arbeit wurden mit Genehmigung der Fakultät für Lebenswissenschaften, vertreten durch den Mentor der Arbeit, in folgenden Beiträgen vorab veröffentlicht:

Tagungsbeiträge

Koltermann, D., Elter, T., Albermann, S., Bringmann, C., Michielse, C., Rühl, G., Krischke, W. & Tudzynski, B.: Verfahrensentwicklung für die kostengünstige Produktion von Gibberellinen zur Ertragssteigerung von Energiepflanzen. (Poster) 7. Internationaler Kongress – Forum Life Science 2011, Garching (2011).

Koltermann, D., Rühl, G. & Greef, J.-M.: Anwendung isolierter Gibberelline im Energiepflanzenanbau. (Poster) 54. Jahrestagung der Gesellschaft für Pflanzenbauwissenschaften, Kiel (2011).

Koltermann, D., Rühl, G. & Greef, J.-M.: Application of isolated gibberellins in energy crop cultivation. (Poster) Botanikertagung, Berlin (2011).

Meiner Familie
Miira und Helena Koltermann

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	V
Abbildungsverzeichnis	VII
Tabellenverzeichnis	XI
Abkürzungsverzeichnis	XV
1. Einleitung	1
1.1. Ausgangssituation und Problemstellung	1
1.2. Gibberellinstruktur und physiologische Wirkung	5
1.3. Die Gibberellinbiosynthese der Höheren Pflanzen	6
1.4. Gibberellinwirkung durch Perzeption und Signalübertragung	12
1.5. Zielstellung	13
2. Material und Methoden	15
2.1. Gefäßversuche	15
2.2. Feldversuche	15
2.2.1 Versuchsanlagen	17
2.2.2 Versuchsdurchführung	19
2.3. Gibberellinapplikationen	21
2.3.1 Blattapplikation	22
2.3.2 Wurzelapplikation	22
2.5. Chemische Analytik	23
2.5. Statistik	29
3. Ergebnisse	31
3.1. Vorversuche: Optimierung der Gibberellinapplikation	31

3.1.1 Sonnenblume	31
3.1.2 Mais	38
3.1.3 Chinaschilf	42
3.2. Wirkung physiologisch aktiver Gibberelline auf ausgewählte Kulturpflanzen	45
3.2.1 Auswirkungen auf den Kornertrag und den Kornertrag beeinflussende Parameter (Raps, Winterweizen, Sonnenblume)	45
3.2.2 Auswirkung auf den Blühzeitpunkt und die Abreifedauer (Sonnenblume)	47
3.2.3 Auswirkungen auf die energierelevanten Inhaltsstoffgehalte (Raps, Winterweizen, Sonnenblume, Mais)	48
3.2.4 Auswirkungen auf den Gesamtpflanzenbiomasseertrag (Winterweizen, Sonnenblume, Chinaschilf und Mais)	51
3.3. Wachstumssteigerung und Gibberellinstoffwechsel von Mais	55
3.3.1 Längenwachstum und endogene Gibberellingehalte nach einfacher bzw. dreifacher Gibberellinapplikation (Versuchsblock I)	56
3.3.2 Längenwachstum und endogene Gibberellingehalte nach einfacher Gibberellinapplikation in Kombination mit dem Wachstumshemmer Moddus (Versuchsblock II)	61
3.3.3 Längenwachstum nach Vierfachapplikation von GA ₄ in Kombination mit dem Wachstumshemmer Moddus (Versuchsblock III)	65
4. Diskussion	68
4.1. Einfluss von Gibberellinen als Bestandteil einer Ammonium-Harnstoff-Lösung	69
4.2. Einfluss von Gibberellinen auf den Kornertrag	70
4.3. Einfluss von Gibberellinen auf Blühzeitpunkt und Abreifedauer	73
4.4. Einfluss von Gibberellinen auf energierelevante Inhaltsstoffgehalte	76
4.5. Einfluss von Gibberellinen auf die Gesamtpflanzenbiomasse	79
5. Zusammenfassung und Ausblick	91
Literaturverzeichnis	95
Danksagung	103
Anhang	i

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Entwicklung der Endenergiebereitstellung aus erneuerbaren Energien in Deutschland 2012 nach Sektoren (Quelle: AGEE-Stat, 2013)	2
Abb. 2: Struktur der Endenergiebereitstellung aus erneuerbaren Energien in Deutschland 2012 (Quelle: AGEE-Stat, 2013)	2
Abb. 3: Struktur des <i>ent</i> -Gibberellans (Taiz und Zeiger, 2010)	5
Abb. 4: Struktur der C ₂₀ -Gibberelline und der C ₁₉ -Gibberelline (Taiz und Zeiger, 2010)	5
Abb. 5: Struktur von GA ₄ , GA ₁ , GA ₇ und GA ₃ (Taiz und Zeiger, 2010)	6
Abb. 6: Schema der 3 Stufen der Gibberellinbiosynthesewege (Taiz und Zeiger, 2010; modifiziert)	8
Abb. 7: Schematische Darstellung der Gibberellinbiosynthesewege in Mais (Davis et al., 1999; modifiziert)	10
Abb. 8: Vereinfachte Darstellung der Biosyntheseschritte innerhalb der Gibberellinbiosynthese mit markierten Positionen der Hemmerwirkung (X = Hauptwirkung des Hemmers, x = geringere Wirkung des Hemmers) und roter Markierung des Wirkstoffs Trinexapac-ethyl des Wachstumshemmers Moddus (Syngenta AG) (Rademacher, 2000; modifiziert)	11
Abb. 9: Modell für die GA-Wirkung durch den Abbau von DELLA-Protein nach Hirano et al. (2008)	13
Abb. 10: Feldversuchsplan 2010	17
Abb. 11: Feldversuchsplan 2011	18
Abb. 12: Darstellung des Blattgrundes von Chinaschilf	19
Abb. 13: Mähdrusch von Raps (Fa. Hege) und Weizen (Fa. Wintersteiger)	19
Abb. 14: Gibberellinbehandlung von Sonnenblumen mit einer Feldspritze (Fa. Holder)	22
Abb. 15: Längenzuwachs und Entwicklungsstadium (gemittelt) bei Sonnenblume 44 Tage nach Blattapplikation bzw. AHL-Bodeninjektion mit 50 ppm GA ₃ bzw. GA _{4/7} zum BBCH 18/32 (8-Blatt-Stadium mit 2 gestreckten Internodien) (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Applikationsart; n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen)	32
Abb. 16: Entwicklung des Sonnenblumenkorbdurchmessers nach Blattapplikation mit 50 ppm GA ₃ bzw. GA _{4/7} zum BBCH 18/32 (8-Blatt-Stadium mit zwei gestreckten Internodien)	33
Abb. 17: Längenzuwachs und Entwicklungsstadium (gemittelt) bei Sonnenblume 59 Tage nach Wurzelapplikation per 100 ml Gießlösung mit je 10 ⁻⁴ mol/l GA ₃	

bzw. GA _{4/7} zum BBCH 12 (2-Blatt-Stadium) (Tukey-Test $p \leq 0,05$; $n = 4$ aus jeweils 2 Pflanzen)	33
Abb. 18: Längenzuwachs und Entwicklungsstadium (gemittelt) bei Sonnenblume 44 Tage nach AHL-Bodeninjektion mit GA ₃ bzw. GA _{4/7} in unterschiedlichen Konzentrationen zum BBCH 18/32 (8-Blatt-Stadium mit 2 gestreckten Internodien), (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Gibberellinart; $n = 4$ aus jeweils 2 Pflanzen)	34
Abb. 19: Größe des sechzehnten Blattes von unten bei Sonnenblume 8 Wochen nach Blattapplikation mit GA _{4/7} in unterschiedlichen Konzentrationen zum BBCH 12 (2-Blatt-Stadium)	35
Abb. 20: Prozentualer Anteil an Sonnenblumen mit mindestens Stadium BBCH 59 (Infloreszenz noch geschlossen und Zungenblüten zwischen den Deckblättern sichtbar) 62 Tage nach früher (BBCH 12; 2-Blatt-Stadium) bzw. 37 Tage nach später (BBCH 33; 3 gestreckte Internodien) Blattapplikation mit GA ₃ , GA _{4/7} , GA ₄ , GA ₁ bzw. GA ₅ (jeweils 10^{-4} mol/l)	36
Abb. 21: Erreichte BBCH-Stadien (%) bei Sonnenblume 62 Tage nach früher Blattapplikation zum BBCH 12 (2-Blatt-Stadium) mit GA _{4/7} , GA ₃ bzw. GA ₄ (jeweils 10^{-4} mol/l)	36
Abb. 22: Erreichte BBCH-Stadien (%) bei Sonnenblume 37 Tage nach später Blattapplikation zum BBCH 33 (3 gestreckte Internodien) mit GA _{4/7} , GA ₃ bzw. GA ₄ (jeweils 10^{-4} mol/l)	36
Abb. 23: Längenzuwachs bei Sonnenblume 62 Tage nach früher Blattapplikation zum BBCH 12 (2-Blatt-Stadium) mit GA _{4/7} , GA ₃ bzw. GA ₄ (jeweils 10^{-4} mol/l) (Tukey-Test $p \leq 0,05$)	37
Abb. 24: Längenzuwachs bei Sonnenblume 37 Tage nach später Blattapplikation zum BBCH 33 (3 gestreckte Internodien) mit GA _{4/7} , GA ₃ bzw. GA ₄ (jeweils 10^{-4} mol/l) (Tukey-Test $p \leq 0,05$)	37
Abb. 25: Längenzuwachs bei Mais (Sorte 'PR39G12') 37 Tage nach Blattapplikation bzw. AHL-Bodeninjektion mit je 50 ppm GA ₃ bzw. GA _{4/7} zum BBCH 16 (6-Blatt-Stadium) (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Applikationsart; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)	38
Abb. 26: Längenzuwachs bei Mais (Sorte 'PR39G12') 37 Tage nach AHL-Bodeninjektion mit GA ₃ bzw. GA _{4/7} in unterschiedlichen Konzentrationen zum BBCH 16 (6-Blatt-Stadium) (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Gibberellinart; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)	39
Abb. 27: Längenzuwachs bei Mais (Sorte 'PR39G12') 37 nach früher Blattapplikation (zum BBCH 16; 6-Blatt-Stadium) und bei Mais (Sorte 'Atletico') 28 Tage nach später Blattapplikation (zum BBCH 18/32; 8-Blatt-Stadium mit 2 Knoten) mit 50 ppm GA ₃ bzw. GA _{4/7} (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für den jeweiligen Applikationszeitpunkt; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)	40

Abb. 28: „Knicktriebe“ bei Chinaschilf nach Blattapplikation mit $\text{GA}_{4/7} \geq 50$ ppm.....	44
Abb. 29: Prozentualer Anteil blühender Sonnenblumen nach Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA_4 bzw. GA_7 in den Jahren 2010 und 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Versuchsjahr und den jeweiligen Applikationstermin, $n = 4$).....	47
Abb. 30: Reifegrad der Sonnenblumen zur Ernte nach Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA_4 bzw. GA_7 im Jahr 2010 (Kruskal-Wallis-H-Test $p \leq 0,05$, $n = 4$)	48
Abb. 31: Verlauf des Längenzuwachses der „langen“ Chinaschilftriebe bei dreifacher Blattapplikation mit GA_4 bzw. GA_7 (jeweils 5×10^{-5} mol/l) zu einer Anfangshöhe von ca. 20 cm sowie 13 und 22 Tage danach im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$)	53
Abb. 32: Längenzuwachs der „langen“ Chinaschilftriebe zur Ernte im Jahr 2011 nach dreifacher Blattapplikation im Jahr 2010 mit GA_4 bzw. GA_7 (jeweils 5×10^{-5} mol/l) zu einer Anfangshöhe von ca. 20 cm sowie 13 und 22 Tage danach (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$)	54
Abb. 33: Gesamtpflanzenbiomasseertrag von Chinaschilf im Jahr 2011 nach dreifacher Blattapplikationen im Jahr 2010 mit GA_4 bzw. GA_7 (jeweils 5×10^{-5} mol/l) zu einer Anfangshöhe von ca. 20 cm sowie 13 und 22 Tage danach (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$)	54
Abb. 34: Längenzuwachs bei Mais (Sorte ‘Atletico’) nach einfacher Blattapplikation mit 10^{-4} mol/l GA_4 , GA_3 bzw. GA_7 zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$ mit jeweils 2 Pflanzen)	57
Abb. 35: Längenzuwachs bei Mais (Sorte ‘Atletico’) nach dreifacher Blattapplikation mit GA_4 , GA_3 bzw. GA_7 (jeweils 10^{-4} mol/l) zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) sowie 7 und 21 Tage danach im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$ mit jeweils 2 Pflanzen)	57
Abb. 36: Längenzuwachs bei Mais (Sorte ‘Atletico’) nach dreifacher Blattapplikation mit GA_4 bzw. GA_7 (jeweils 10^{-5} mol/l) zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium) sowie 3 und 6 Tage danach im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)	59
Abb. 37: Endogene GA-Gehalte in Maisblättern 3 Tage nach einfacher Blattapplikation mit GA_4 (10^{-4} bzw. 10^{-5} mol/l) bzw. GA_7 (10^{-5} mol/l) zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium)	59
Abb. 38: Endogene GA-Gehalte in Maisblättern 10 Tage nach einfacher Blattapplikation mit 10^{-4} mol/l GA_4 zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium)	60
Abb. 39: Endogene GA-Gehalte in Maisblättern 4 Tage nach dreifacher Blattapplikation (10 Tage nach der ersten Applikation) mit 10^{-5} mol/l GA_4 bzw. GA_7 zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium) sowie 3 und 6 Tage danach.....	60

Abb. 40: Längenzuwachs bei Mais (Sorte ‘Atletico’) nach Blattapplikation mit GA ₄ (10 ⁻⁴ mol/l) bzw. GA ₄ (10 ⁻⁴ mol/l) + Hemmer (Moddus, 1,4 × 10 ⁻⁴ mol/l) zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) unter Gewächshausbedingungen im Jahr 2011 (Tukey-Test p ≤ 0,05, n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen).....	62
Abb. 41: Längenzuwachs bei Mais (Sorte ‘Atletico’) nach Blattapplikation mit dem Wachstumshemmer Moddus (1,4 × 10 ⁻⁴ mol/l), GA ₄ (10 ⁻⁴ mol/l) bzw. GA ₄ (10 ⁻⁴ mol/l) + Hemmer (Moddus, 1,4 × 10 ⁻⁴ mol/l) zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium) im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2011(Tukey-Test p ≤ 0,05, n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen)	63
Abb. 42: Endogene GA-Gehalte in Maisblättern 3 Tage nach Blattapplikation mit dem Wachstumshemmer Moddus (1,4 × 10 ⁻⁴ mol/l), GA ₄ (10 ⁻⁴ mol/l) bzw. GA ₄ (10 ⁻⁴ mol/l) + Hemmer (Moddus, 1,4 × 10 ⁻⁴ mol/l) zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium).....	64
Abb. 43: Endogene GA-Gehalte in Maisblättern 10 Tage nach Blattapplikation mit dem Wachstumshemmer Moddus (1,4 × 10 ⁻⁴ mol/l), GA ₄ (10 ⁻⁴ mol/l) bzw. GA ₄ (10 ⁻⁴ mol/l) + Hemmer (Moddus, 1,4 × 10 ⁻⁴ mol/l) zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium)	64
Abb. 44: Längenzuwachs bei Mais nach vierfacher Blattapplikation mit dem Wachstumshemmer Moddus, GA ₄ bzw. GA ₄ + Hemmer (jeweils 10 ⁻⁴ mol/l) zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) sowie 7, 14 und 21 Tage danach unter Gewächshausbedingungen im März 2012 (Tukey-Test p ≤ 0,05, n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen)	66
Abb. 45: Jährlicher Verlauf der mittleren Monatstemperaturen (°C) über die drei Feldversuchsjahre (2009 - 2011).....	i
Abb. 46: Verteilung der monatlichen Niederschlagsmenge über die drei Feldversuchsjahre (2009 - 2011).....	i
Abb. 47: Verlauf des Längenzuwachses der „langen“ Chinaschilfrtriebe im Jahr 2011 bei vierfacher Blattapplikation mit GA ₄ bzw. GA ₇ (jeweils 5 × 10 ⁻⁵ mol/l) zu einer Anfangshöhe von ca. 12 cm sowie 8, 14 und 22 Tage danach (Tukey-Test p ≤ 0,05, n = 3).....	xix
Abb. 48: Längenzuwachs bei Mais nach vierfacher Blattapplikation mit dem Wachstumshemmer Moddus, GA ₄ bzw. GA ₄ + Hemmer (Moddus, jeweils 10 ⁻⁴ mol/l) zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) sowie 7, 14 und 21 Tage danach unter Gewächshausbedingungen in Juni 2012 (Tukey-Test p ≤ 0,05, n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen)	xx

Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Feldversuche 2009 - 2012: Übersicht zu Bestandsführung und Gibberellinapplikationen	16
Tab. 2: Feldversuche: Übersicht zu kulturartspezifischen Bonituren, Ernte und Inhaltsstoffanalysen	20
Tab. 3: Reinheitsgradangaben der Hersteller der verwendeten Gibberelline und nachgewiesene Verunreinigungen mittels eigener GC-MS-Analytik.....	21
Tab. 4: Umrechnungstabelle für die verwendeten Gibberellinkonzentrationen	22
Tab. 5: Laufmittelgradient für die HPLC-Trennung der Gibberelline.....	27
Tab. 6: Übersicht über die identifizierten Gibberelline mit deren Retentionszeiten in der GC und den aufgenommenen Ionenmassen.....	28
Tab. 7: Unmarkierter und markierter Ionenanteil der benutzten 17,17-d2-GA-Standards	29
Tab. 8: Längenzuwachs (cm) selektierter „langer“ Chinaschilfrtriebe zum jeweiligen Boniturtermin nach Blattapplikation mit GA ₃ bzw. GA _{4/7} (jeweils 0, 25, 50, 75, 100 ppm) (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Gibberellinart, $n = 3$ mit jeweils 3 Trieben).....	43
Tab. 9: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₃ , GA ₄ , GA _{4/7} bzw. GA ₇ auf das Tausendkorngewicht von Winterraps nach im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 5$)	46
Tab. 10: Paarweise Testung auf Unterschiede im Reifegrad der Sonnenblumen nach Gibberellinapplikation im Jahr 2010 (Wilcoxon-Mann-Whitney Zwei-Stichprobentest $p \leq 0,05$, $n = 4$)	48
Tab. 11: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₄ bzw. GA ₇ auf Gesamtfett- und Rohproteingehalt von Sonnenblumenkörnern in den Jahren 2010 und 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und den jeweiligen Applikationstermin, $n = 4$).....	49
Tab. 12: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₄ bzw. GA ₇ auf die Gehalte an Linol-, Öl-, Palmitin- und Stearinsäure in Sonnenblumenkörnern im Jahr 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für den jeweiligen Applikationstermin, $n = 4$).....	50
Tab. 13: Versuchsblock I: Vergleich von einfacher mit dreifacher Gibberellinapplikation.....	56
Tab. 14: Versuchsblock II: Gibberellinapplikation in Kombination mit dem Wachstumshemmer Moddus.....	61
Tab. 15: Versuchsblock III: Vierfachapplikation mit GA ₄ in Kombination mit dem Wachstumshemmer Moddus.....	65

Tab. 16: Einfluss der Blattdüngung in den Jahren 2010/2011 auf Kornertrag, TKG, Pflanzenlänge und Blütenkorbdurchmesser, Gesamtfett-, Rohprotein-, Linolsäure-, Ölsäure-, Palmitinsäure- und Stearinsäuregehalt bei Sonnenblume (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und den jeweiligen Applikations-termin, $n = 4$).....	ii
Tab. 17: Einfluss der Blattdüngung in den Jahren 2010/2011 auf Kornertrag, TKG, Korn- und Strohanteil sowie Stärke- und Rohproteingehalt bei Winterweizen (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und den jeweiligen Appli-kationstermin, $n = 4$)	ii
Tab. 18: Einfluss der Blattdüngung in den Jahren 2010/2011 auf mittlere Trieb-anzahl 2. und 3. Ordnung, auf mittlere Schotenanzahl sowie -gewicht 1., 2. und 3. Ordnung, mittleres Gesamtschoten- und -korngewicht von 10 Rapspflanzen pro Parzelle (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 4$)	iii
Tab. 19: Einfluss der Blattdüngung in den Jahren 2010/2011 auf Kornertrag, TKG, Gesamtfett-, Rohprotein-, Ölsäure-, Linolsäure-, Linolensäure- und Palmi-tinsäuregehalt bei Raps (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und den jeweiligen Applikationstermin, $n = 4$)	iii
Tab. 20: Einfluss der Blattdüngung in den Jahren 2010/2011 auf Gesamtpflanzen-biomasseertrag, Stärke-, Rohprotein-, Rohfaser-, ELOS-, EULOS- und Zucker-gehalt bei Mais (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und die jeweilige Sorte, $n = 4$).....	iv
Tab. 21: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Sonnenblume nach Blattapplikation bzw. AHL-Bodeninjektion mit 50 ppm GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2009 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Applikationsart; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen).....	v
Tab. 22: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Sonnenblume nach Wurzelapplikation per 100 ml-Gießlösung mit 10^{-4} mol/l GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ unter Gewächshausbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)	vi
Tab. 23: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Sonnenblume nach AHL-Bodeninjektion mit 0, 50, 100 bzw. 200 ppm GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2009 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Gibberellinart; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)	vii
Tab. 24: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Mais nach Blattapplikation bzw. AHL-Bodeninjektion mit 50 ppm GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2009 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Applikationsart; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen).....	viii
Tab. 25: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Mais nach AHL-Bodeninjektion mit 0, 50, 100 bzw. 200 ppm GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ im Gefäß-versuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2009 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Gibberellinart; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)	ix

Tab. 26: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen nach Blattapplikation bei Maissorte ‘PR39G12’ nach Blattapplikation zum BBCH 16 (6-Blatt-Stadium) und bei Maissorte ‘Atletico’ zum BBCH 18/32 (8-Blatt-Stadium mit zwei Knoten) mit jeweils 50 ppm GA ₃ bzw. GA _{4/7} im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2009 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für den jeweiligen Applikationstermin; n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen)	ix
Tab. 27: Längenzuwachs (cm) bei Mais nach Blattapplikation mit 10^{-4} mol/l GA ₃ , GA ₄ bzw. GA _{4/7} in einer Blattdüngelösung inkl. Tensidzusatz bzw. in einer wässrigen Lösung inkl. Zusatz des Netzmittels „Break-Thru“ im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für jeweilige Formulierung/Netzmittel; n = 6).....	x
Tab. 28: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Mais nach Blattapplikation mit 10^{-4} mol/l GA ₃ , GA ₄ bzw. GA _{4/7} in einer Blattdüngelösung inkl. Tensidzusatz bzw. in einer wässrigen Lösung inkl. Zusatz des Netzmittels „Break-Thru“ im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für jeweilige Formulierung/Netzmittel; n = 6).....	xi
Tab. 29: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Mais nach Blattapplikation mit 10^{-4} mol/l GA ₄ in einer Blattdüngelösung inkl. Tensidzusatz bzw. in einer wässrigen Lösung inkl. Zusatz des Netzmittels „Proagro-Netzmittel“, „ProNet-Alfa“ oder „Break-Thru“ unter Gewächshausbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für jeweilige Formulierung/Netzmittel; n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen)	xii
Tab. 30: Längenzuwachs (cm) bei Mais nach Blattapplikation mit 10^{-4} mol/l GA ₄ in einer Blattdüngelösung inkl. Tensidzusatz bzw. in einer wässrigen Lösung inkl. Zusatz des Netzmittels „Proagro-Netzmittel“, „ProNet-Alfa“ oder „Break-Thru“ unter Gewächshausbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für jeweilige Formulierung/Netzmittel; n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen)	xiii
Tab. 31: Längenzuwachs (cm) selektierter „kurzer“ Chinaschilftriebe zum jeweiligen Boniturtermin nach Blattapplikation mit 0, 25, 50, 75, 100 ppm GA ₃ bzw. GA _{4/7} im Jahr 2009 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Gibberellinart; n = 3 mit jeweils 3 Trieben)	xiii
Tab. 32: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₄ bzw. GA ₇ auf Korn-ertrag, TKG, Pflanzenlänge und Blütenkorbdurchmesser bei Sonnenblume in den Jahren 2010/2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und den jeweiligen Applikationstermin, n = 4)	xiv
Tab. 33: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₄ bzw. GA ₇ auf den Reifegrad der Sonnenblumen im Jahr 2011 (Kruskal-Wallis-H-Test $p \leq 0,05$ für den jeweiligen Applikationstermin, n = 4).....	xiv
Tab. 34: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₄ bzw. GA ₇ auf die Gehalte an Linol-, Öl-, Palmitin- und Stearinsäure in Sonnenblumenkörnern im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für den jeweiligen Applikationstermin, n = 4)	xv

Tab. 35: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₃ , GA ₄ , GA _{4/7} bzw. GA ₇ auf Kornertrag sowie Stärke- und Rohproteingehalt bei Winter- bzw. Sommerraps in den Jahren 2010/2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr, $n = 5$)	xv
Tab. 36: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₃ , GA ₄ , GA _{4/7} bzw. GA ₇ auf die Gehalte an Öl-, Linol-, Linolen- und Palmitinsäure in Rapskörnern in den Jahre 2010/2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr, $n = 5$)	xvi
Tab. 37: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₃ , GA ₄ , GA _{4/7} bzw. GA ₇ auf das TKG von Sommerraps im Jahr 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 5$)	xvi
Tab. 38: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₃ , GA ₄ , GA _{4/7} bzw. GA ₇ auf mittlere Triebanzahl 2. und 3. Ordnung sowie 3. Ordnung mit gefüllten Schoten von 10 Winterrapspflanzen pro Parzelle im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 4$)	xvi
Tab. 39: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₃ , GA ₄ , GA _{4/7} bzw. GA ₇ auf mittlere Triebanzahl 2. und 3. Ordnung, auf mittlere Schotenanzahl sowie -gewicht 1., 2. und 3. Ordnung, mittleres Gesamtschoten- und -korngewicht von 10 Sommerrapspflanzen pro Parzelle im Jahr 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 4$)	xvii
Tab. 40: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₄ bzw. GA ₇ auf Korn-ertrag, TKG, Korn- und Strohanteil sowie Stärke- und Rohproteingehalt bei Winterweizen in den Jahren 2010/2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und den jeweiligen Applikationstermin, $n = 4$)	xviii
Tab. 41: Einfluss der vierfachen Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₄ bzw. GA ₇ im Jahr 2011 auf den Triebängenzuwachs und den Gesamtpflanzenbiomasse-ertrag zur Ernte im darauffolgenden Jahr 2012 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$)	xix
Tab. 42: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA ₄ bzw. GA ₇ auf Ge-samtpflanzenbiomasseertrag sowie Stärke-, Rohprotein-, Rohfaser-, EULOS- und ELOS-gehalt bei Mais in den Jahren 2010/2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und die jeweilige Sorte, $n = 4$)	xix

Abkürzungsverzeichnis

AHL	Ammoniumnitrat-Harnstofflösung
BBCH	B iologische B undesanstalt, Bundessortenamt und C hemische Industrie
BMU	Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit
BMWi	Bundesministerium für Wirtschaft und Technologie
ELOS	Enzymlösliche organische Substanz
EULOS	Enzymunlösliche organische Substanz
FM	Frischmasse
GA	Gibberellin
GC-MS	Gaschromatographie-Massenspektrometrie
HPLC	Hochleistungs-Flüssigchromatographie
KAS	Kalkammonsalpeter
MSTFA	N-Methyl-N-trimethylsilyltrifluoracetamid
MW	Mittelwert
TKG	Tausendkorngewicht
TM	Trockenmasse
VDLUFA	Verband landwirtschaftlicher Untersuchungs- &. Forschungsanstalten
WW	Wechselwirkung

1. Einleitung

1.1. Ausgangssituation und Problemstellung

Im Zusammenhang mit den in Deutschland gesetzten Zielen, bis 2050 die Treibhausgasemissionen gegenüber 1990 um mindestens 80% zu reduzieren und die Abhängigkeit von fossilen Energieträgern zu verringern, wurde auch der Ausbau des Anteils erneuerbarer Energien beschlossen. Damit geht ebenfalls die Förderung der Bioenergie einher. „Die Bioenergie soll als bedeutender erneuerbarer Energieträger in allen drei Nutzungspfaden „Wärme“, „Strom“ und „Kraftstoffe“ weiter ausgebaut werden.“ (BMU und BMWi, 2010). So ist mit dem Erlass des Erneuerbare-Energien-Gesetzes (EEG) am 1. April 2000 die Grundlage für die vorrangige Unterstützung erneuerbarer Energien geschaffen worden, was auch die Biomasseproduktion zur Energiegewinnung einschließt. Wie zudem aus dem Energiekonzept der Bundesregierung hervorgeht „[...], strebt die Bundesregierung folgende Entwicklung des Anteils der Stromerzeugung aus erneuerbaren Energien am Bruttostromverbrauch an: 50% bis 2030, 65% bis 2040, 80% bis 2050“ (BMU und BMWi, 2010).

Die Entwicklung in den letzten Jahren zeigt einen starken Anstieg der Nutzung erneuerbarer Energien. So machte 2012 die Energiebereitstellung aus erneuerbaren Energien 12,6% am gesamten Endenergieverbrauch aus (AGEE-Stat, 2013). Vor allem in den Energiesektoren Kraftstoff-, Strom- und Wärmeerzeugung ist ein stetiger Anstieg zu verzeichnen (Abb. 1), wobei im Jahr 2012 65,5 % in diesen Sektoren durch Biokraftstoffe und biogene Brennstoffe abgedeckt wurden (Abb. 2). Der Rest ging auf die Nutzung von Wasserkraft, Windenergie, Solar- und Geothermie, Umweltwärme und Photovoltaik zurück. Die Technologieentwicklung zur Nutzung dieser Energien steckt noch in den Anfängen, so dass man davon ausgehen muss, dass sowohl die Biomasseproduktion zur Nutzung als biogener Brennstoff als auch der Anbau nachwachsender Rohstoffe zur Biokraftstoffgewinnung auf landwirtschaftlichen Nutzflächen mittelfristig eine große Rolle spielen werden.

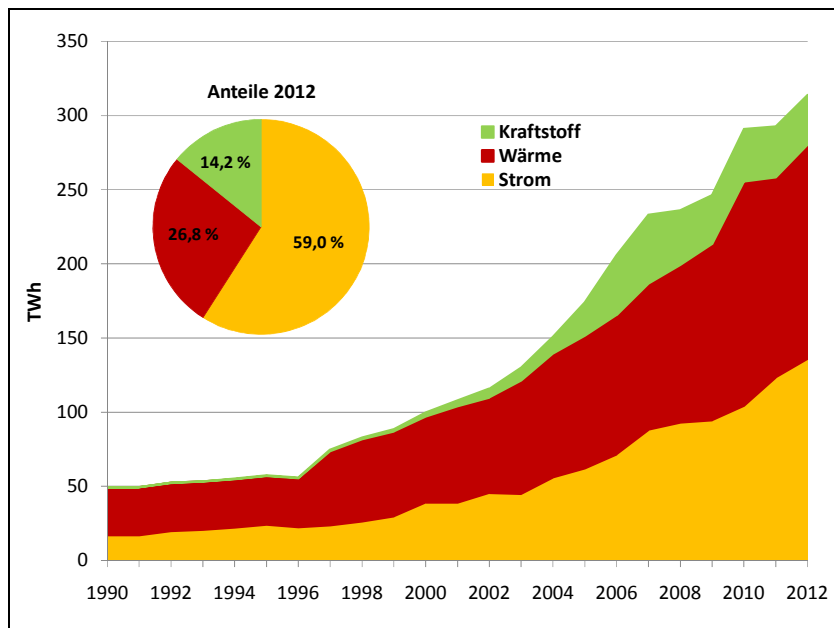


Abb. 1: Entwicklung der Endenergiebereitstellung aus erneuerbaren Energien in Deutschland 2012 nach Sektoren (Quelle: AGEE-Stat, 2013)

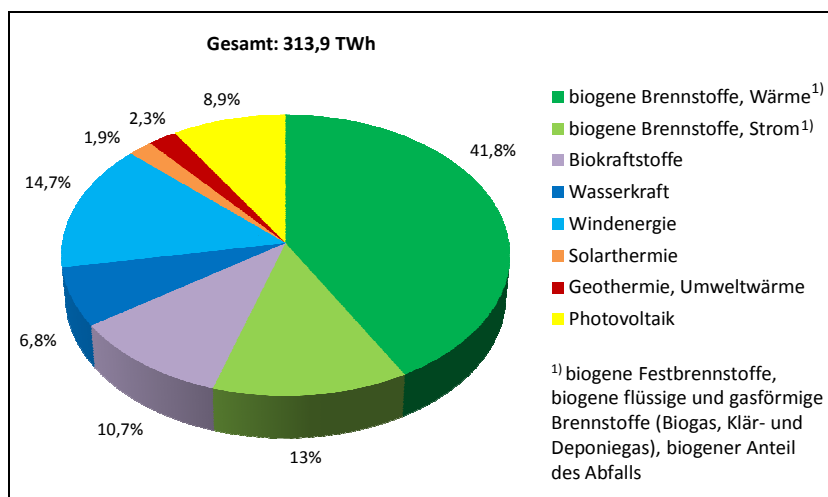


Abb. 2: Struktur der Endenergiebereitstellung aus erneuerbaren Energien in Deutschland 2012 (Quelle: AGEE-Stat, 2013)

Die Bioenergie-Potentiale sind jedoch vor allem durch Nutzungskonkurrenzen begrenzt. Zur Lösung dieses Konfliktes kann u.a. die Optimierung des Energiepflanzenanbaus beitragen. Angestrebte Ziele wären zum Einen eine Ertragssteigerung (Korntrag/Gesamtpflanzenbiomasse) und zum Anderen die Erhöhung des Anteils energiereicher Inhaltsstoffe. Diese Ziele ließen sich zwar durch züchterische Maßnahmen erreichen. Allerdings stagniert der züchterisch erzielbare Ertragszuwachs in den letzten Jahren zusehends und ist außerdem kosten- und zeitintensiv. Auch die pflanzenbaulichen Möglichkeiten zur Ertragssteigerung der landwirtschaftlichen Hauptkulturen sind weitestgehend ausgeschöpft. Jedoch bietet der gezielte Einsatz von Phytohormonen eine Möglichkeit, wenn es gelingt, diesen durch kostengünstige Produktion geeigneter

pflanzlicher Hormone wirtschaftlich zu gestalten. Hier bieten sich z.B. die Gibberelline (GA) an, die bereits bei Sonderkulturen erprobt sind.

Ursprünglich wurden Gibberelline als Absonderung des phytopathogenen Pilzes *Gibberella fujikuroi* (Saw.) im Zusammenhang mit der Anfang des 19. Jhd. aufgetretenen sogenannten Reiskrankheit („Bakanae“) entdeckt (Kurosawa, 1926). Symptome dieser Krankheit sind ein unnatürliches Längenwachstum, Chlorophyllmangel und Kümmerwuchs der Wurzeln. Mitte der 1950er Jahre konnte man nachweisen, dass Gibberelline auch als natürliche Substanzen in Höheren Pflanzen vorkommen und maßgeblich das Wachstum und die Entwicklung beeinflussen (Brian, 1958; Phinney et al., 1957; Radley, 1956). Im Jahr 1968 erreichten J. MacMillan & N. Takahashi eine Vereinbarung, dass alle natürlich vorkommenden und strukturell aufgeklärten Gibberelline nach der Reihenfolge ihrer Entdeckung nummeriert werden: GA₁, GA₂, ...GA₁₃₆ (MacMillan und Takahashi, 1968). Bis heute wurden 136 unterschiedliche Gibberelline aus Pflanzen, Pilzen und Bakterien isoliert (<http://www.plant-hormones.info/gibberellins.htm>; abgerufen am 20.09.2013) doch biologisch aktiv sind nur wenige davon (GA₁, GA₃, GA₄, GA₅, GA₇). Das seitdem erarbeitete Wissen um die Phytohormongruppe der Gibberelline hat bereits zu einer Reihe von Nutzenanwendungen geführt. So werden bioaktive Gibberelline aus dem Pilz *Gibberella fujikuroi* (Saw.) gewonnen und zwecks Beeinflussung verschiedenartiger physiologischer Prozesse vor allem bei gärtnerischen Kulturarten wie beispielsweise Weintrauben (Marzouk und Kassem, 2011), Birnen (Zhang et al., 2007a) und Erdbeeren (Sharma und Singh, 2009) angewandt.

Bislang sind die einzigen kommerziell verfügbaren biologisch aktiven Gibberelline GA₃ und eine Mischung aus GA₄ und GA₇ (GA_{4/7}). Deren Einsatz ist derzeit in Deutschland ausschließlich bei den Obstkulturen Wein, Apfel und Birne zugelassen. Beim Wein wird durch wiederholtes Besprühen mit GA₃ die Rhachislänge sowie bei parthenokarpen Sorten die Fruchtgröße beeinflusst. Durch die erhöhte Rhachislänge wächst die Traube weniger kompakt, so dass das Risiko eines Pilzbefalls verringert wird. GA_{4/7} wird außerdem verwendet, um den Fruchtansatz von Apfel- und Birnbäumen zu fördern. Daneben wird GA_{4/7} eingesetzt, um abnorme Zellteilungen in der Epidermis (die sog. „Berostung“) bei Äpfeln zu verhindern. Die Anwendung der Gibberelline beschränkt sich nicht zuletzt aufgrund ihres hohen Preises auf Wein, Apfel und Birne. Nur bei diesen Kulturarten ist die Gewinnspanne groß genug und daher eine derartige Behandlung mit Gibberellinen ökonomisch sinnvoll. Während sich der Marktpreis für

GA₃ nur auf etwa 100,- €/kg beläuft, muss man für das Gemisch GA_{4/7} hingegen 500,- bis 1000,- €/kg zahlen. Im Landhandel zahlt man ein Vielfaches dieser Preise für die kommerziell erhältlichen Formulierungen. So kosten derzeit 1 kg „BERELEX® 40 SG“ (Wirkstoffgehalt 40% GA₃ pro kg) etwa 1920,- € und 1 kg „REGULEX® 10 SG“ (Wirkstoffgehalt 10% GA₄ pro kg) etwa 950,- € (persönliche Mitteilung, Proagro GmbH, September 2013).

Zur Gewinnung von bioaktiven Gibberellinen werden Stämme des Pilzes *Fusarium fujikuroi* genutzt, der dem Artenkomplex *Gibberella fujikuroi* angehört. Diese Stämme produzieren allerdings ein Gemisch unterschiedlicher Gibberelline, deren Trennung in z.B. reines GA₄ oder GA₇ äußerst kostenintensiv und zurzeit wirtschaftlich nicht sinnvoll ist. Die wissenschaftlichen Erkenntnisse über die an der Gibberellinbiosynthese beteiligten Gene im Pilz sind in den letzten Jahren jedoch so weit vorangeschritten, dass die Erzeugung neuer Pilzstämme (knock-out Mutanten) durch molekularbiologische Verfahren möglich ist (Tudzynski, 2005). Damit eröffnete sich die Möglichkeit einer selektiven Erzeugung der Gibberelline GA₄, GA₇ sowie ggf. auch GA₁ als weiterem physiologisch aktivem Gibberellin. Neben dieser verfahrenstechnischen Ermöglichung der Bereitstellung unterschiedlicher isolierter, bioaktiver Gibberelline ist zwingend erforderlich, deren Ausbeuten zu erhöhen, um die Preise der so erhältlichen Gibberelline deutlich senken zu können und damit auch landwirtschaftliche Hauptkulturen als Anwendungsfeld dieser Phytohormone zu erschließen. Ein Teil der molekulargenetisch erzeugten Pilzstämme wurde daher im Rahmen eines Forschungsprojektes genutzt, um die Möglichkeit einer kostengünstigen Produktion reiner, bioaktiver Gibberelline (GA₄, GA₇, GA₁) zu prüfen (http://www.dechema.de/index.php?id=123623&site=dechema_eV&lang=de; abgerufen am 20.09.2013). Ziel des Projektes war letztendlich die wissenschaftliche und ökonomische Bewertung einer großflächigen Anwendung isolierter Gibberelline an landwirtschaftlichen Kulturarten unter Nutzung der neu geschaffenen Pilzstämme und der im Rahmen des Projekts erarbeiteten Aufarbeitungsprotokolle der Kulturlösungen. Die vorliegende Arbeit deckte einen Teilbereich dieses Projektes ab, indem die Wirkung von Gibberellinen auf Ertrag und Inhaltsstoffspektrum potentieller Energiepflanzen unter Verwendung der kommerziell erhältlichen Gibberelline GA₃ und GA_{4/7} sowie aller bioaktiven Gibberelline GA₁, GA₄, GA₅, GA₇, die in reiner Form vorgelegt haben, getestet wurden.

1.2. Gibberellinstruktur und physiologische Wirkung

Gibberelline sind auf Basis ihrer Struktur sowie Funktion klassifiziert. Die systematische Nomenklatur beruht auf dem tetrazyklischen Ringsystem des *ent*-Gibberellans (Abb. 3). Bei den Gibberellinen unterscheidet man zwei Gruppen: die C₂₀-Gibberelline, welche die vollständige Anzahl der C-Atome der Diterpenoide besitzen, und die C₁₉-Gibberelline, denen das C20-Atom fehlt. Diese Gibberelline bilden vorwiegend zwischen dem C4- und C10-Atom ein γ -Lacton (Abb. 4, rot gekennzeichnet).

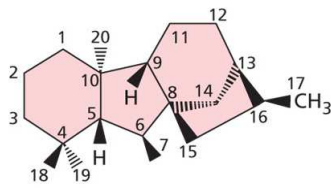


Abb. 3: Struktur des *ent*-Gibberellans (Taiz und Zeiger, 2010)

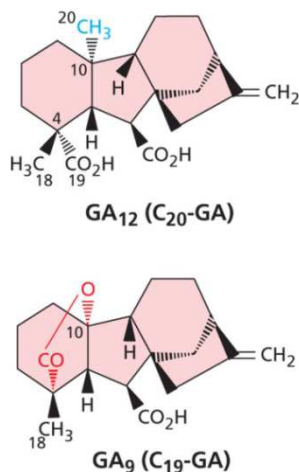


Abb. 4: Struktur der C₂₀-Gibberelline und der C₁₉-Gibberelline (Taiz und Zeiger, 2010)

Die biologisch aktiven Gibberelline wie GA₁, GA₃, GA₄ und GA₇ (Abb. 5) sind C₁₉-Gibberelline und wirken wachstumsfördernd. Sie verfügen über ein 4,10-Lacton, eine 3 β -Hydroxylgruppe und eine Carboxylgruppe am C6-Atom. Sowohl die Hydroxyl- als auch die Carboxylgruppe sind an der Bindung an den Gibberellin-Rezeptor beteiligt (Murase et al., 2008; Shimada et al., 2008). Es wird vermutet, dass die Doppelbindung zwischen dem C1- und C2-Atom in GA₇ und GA₃ zu einer höheren Bioaktivität führt. GA₇ und GA₃ können aufgrund dieser strukturellen Eigenschaft nicht metabolisch durch 2 β -Hydroxilierung deaktiviert werden und somit möglicherweise länger andauernd das Wachstum fördern als GA₄ und GA₁ (Sponsel, 2010a).

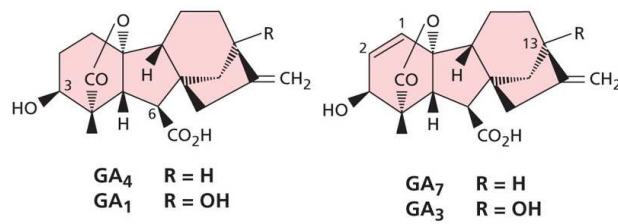


Abb. 5: Struktur von GA_4 , GA_1 , GA_7 und GA_3 (Taiz und Zeiger, 2010)

Gibberelline können auch in Konjugate, am häufigsten als Verbindungen mit Glucose, umgewandelt werden. Die Glucose bindet dabei an das Gibberellin über eine Hydroxylgruppe zum GA-O-Glucosyl-Ether oder an die Carboxylgruppe am C6-Atom zum GA-Glucosyl-Ester. GA-O-Glucosyl-Ether gelten als deaktivierte GA-Produkte, während GA-Glucosyl-Ester zwar auch keine Bioaktivität besitzen, aber in hydrolysierten Form wieder biologisch aktiv sein können.

Gibberelline können in Abhängigkeit von ihrer Struktur und der jeweiligen Pflanzenart sehr unterschiedliche physiologische Wirkungen aufweisen (Davies, 2010; Lange und Lange, 2006). Einige der physiologischen Prozesse, die durch Gibberelline stimuliert werden, sind:

- Förderung des Sprosswachstums durch Zellteilung und -streckung (Sun, 2010)
- Beeinflussung von Wurzelwachstum und -differenzierung (Achard et al., 2009; Ubeda-Tomás et al., 2009; Ubeda-Tomas et al., 2008)
- Verzögerung der Seneszenz von Blättern, Blüten (Gan, 2010; Li et al., 2010) sowie Früchten (Alos et al., 2006)
- Blüteninduktion (Mutasa-Göttgens und Hedden, 2009)
- Brechung der Samenruhe (Dormanz) bei Pflanzen, die einen Kältereiz oder Licht zur Keimung benötigen (Woodger, 2010)
- Stimulierung der α -Amylaseaktivität in keimenden Getreidekörnern zwecks Mobilisierung der Stärkereserven (Woodger, 2010)
- Kernlosigkeit (Parthenokarpie) in Früchten (Bünger-Kibler und Bangerth, 1982) sowie ein erhöhter Fruchtansatz (Sharma und Singh, 2009).

1.3. Die Gibberellinbiosynthese der Höheren Pflanzen

Gibberelline sind Diterpene, die aus vier Isoprenoid-Bausteinen gebildet werden. Anfangs bilden diese Einheiten ein aus 20 Kohlenstoffatomen bestehendes lineares Molekül, das Geranylgeranyldiphosphat (GGPP). Die Umstellung von GGPP bis hin zum

ersten gebildeten Gibberellin, GA₁₂, ist im Wesentlichen in allen bisher untersuchten Pflanzenarten ähnlich. Die anschließende Bildung von unterschiedlichen Gibberellinen aus GA₁₂ ist jedoch art- und organspezifisch und unterscheidet sich sogar in den Organen einer gleichen Spezies. Der Biosyntheseweg kann in drei Stufen unterteilt werden, wobei jede in einem anderen zellulären Kompartiment (dem Plastid, dem endoplasmatischen Retikulum und dem Cytosol) abläuft (Graebe, 1987; Lange, 1998). Eine der umfassendsten Darstellungen dieses Biosyntheseweges ist von Taiz und Zeiger (2010) veröffentlicht worden.

Den Ausgangspunkt bildet die grundlegende biologische Isoprenoid-Einheit Isopentenylidiphosphat (IPP). Dieses wird in den Plastiden über den Methylerythrophosphat-Weg (MEP-Weg) synthetisiert, wobei Glycerinaldehyd-3-phosphat (G3P) und Pyruvat als Ausgangsverbindungen dienen (Eisenreich et al., 2001; Kasahara et al., 2002).

Erste Stufe

Ausgehend vom Isopentenylpyrophosphat (IPP) erfolgt in der ersten Stufe der Gibberellinbiosynthese, wie aus Abbildung 6 zu entnehmen, die Bildung des *ent*-Kaurens in den Plastiden (Aach et al., 1997; Aach et al., 1995; Helliwell et al., 2001b; Sun und Kamiya, 1997). Durch die Geranylpyrophosphat-Synthase (GPP-Synthase) wird die Kondensation der Isomere Isopentenylidiphosphat (IPP) und Dimethylallylpyrophosphat (DMAPP) zu GPP (Geranylpyrophosphat) katalysiert. Dieses wird durch sukzessive Addition von zwei weiteren IPP-Einheiten mit Hilfe der FPP-Synthase zu Farnesylpyrophosphat (FPP) und weiter durch GGPP-Synthase zu Geranylgeranylpyrophosphat (GGPP) umgesetzt (Dogbo und Camara, 1987). Das lineare GGPP wird durch *ent*-Copalyldiphosphat-Synthase (CPS) zur Zwischenstufe *ent*-Copalyldiphosphat (CPP) konvertiert und weiter über Ringbildung zum *ent*-Kauren umgewandelt. Die Umwandlung von CPP zum tetrazyklischen *ent*-Kauren wird durch *ent*-Kauren-Synthase (KS) katalysiert.

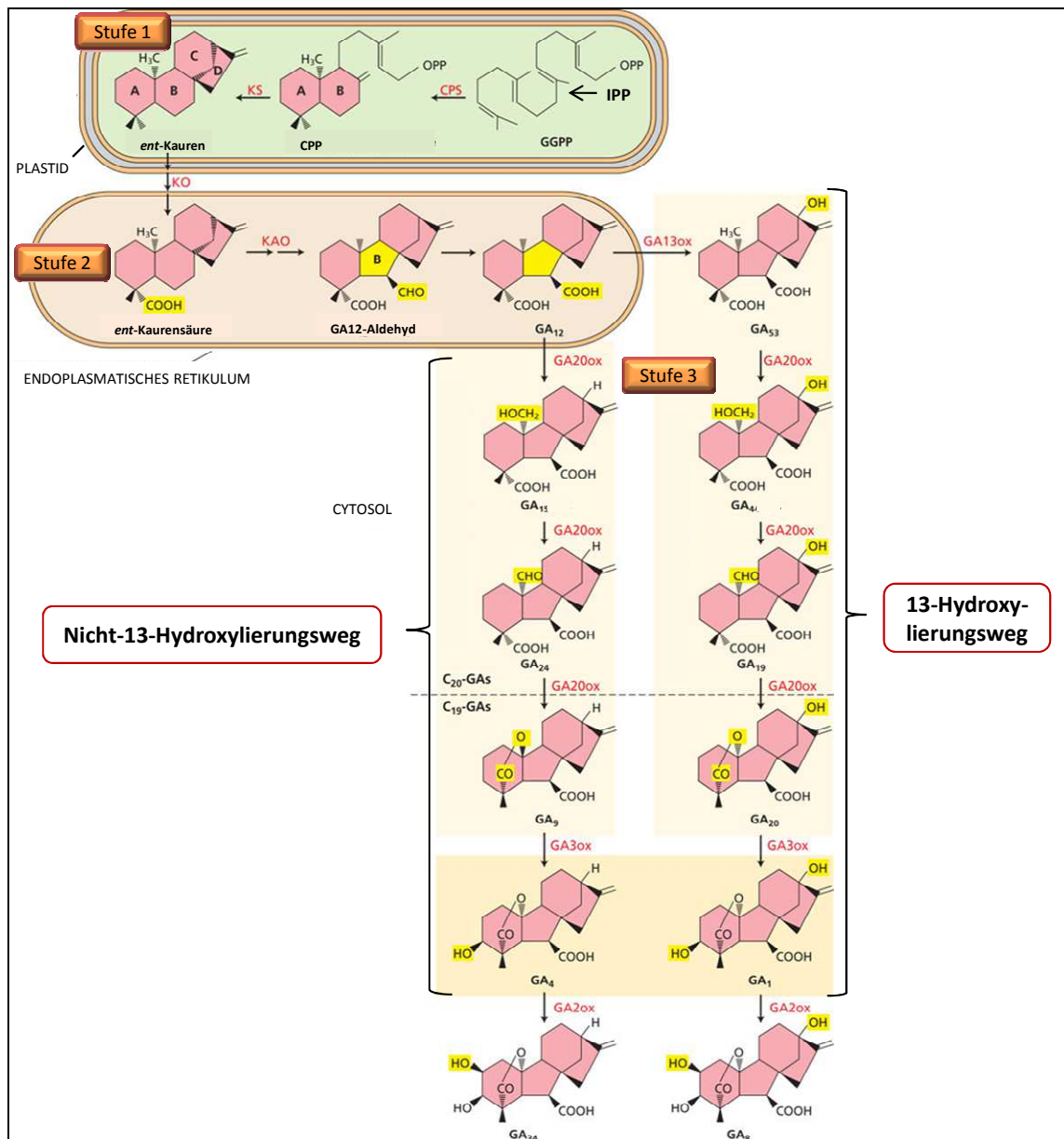


Abb. 6: Schema der 3 Stufen der Gibberellinbiosynthesewege (Taiz und Zeiger, 2010; modifiziert); In der ersten Stufe erfolgt in den Plastiden die Synthese des *ent*-Kaurens aus IPP, in der zweiten Stufe wird das *ent*-Kauren sowohl an der Plastidenmembran als auch am Endoplasmatischen Retikulum zu GA₁₂-Aldehyd oxidiert, in der dritten Stufe werden die übrigen C₂₀- und C₁₉-Gibberelline im Cytosol aus GA₁₂-Aldehyd durch die enzymatische Aktivität von 2-Oxoglutarat-abhängige Dioxygenasen synthetisiert. Dabei katalysiert die GA₂₀-Oxidase die schrittweise Oxidation des C₂₀-Atoms zu GA₉ bzw. GA₂₀, die GA₃-Oxidase die Hydroxylierung am C₃-Atom in β-Konfiguration zu dem physiologisch aktiven Gibberellin GA₄ bzw. GA₁ und die GA₂-Oxidase die Inaktivierung der physiologisch aktiven Gibberelline durch Hydroxylierung am C₂-Atom in β-Konfiguration; G3P: Glycerinaldehyd-3-phosphat, IPP: Isopentenylpyrophosphat, GGPP: Geranylgeranyldiphosphat, CPS: *ent*-Copalylidiphosphat-Synthase, CPP: *ent*-Copalylidiphosphat, KS: *ent*-Kauren-Synthase, KO: *ent*-Kauren-Oxidase, KAO: *ent*-Kaurensäure-Oxidase, GA₁₃ox: GA₁₃-Oxidase, GA₂₀ox: GA₂₀-Oxidase, GA₃ox: GA₃-Oxidase, GA₂ox: GA₂-Oxidase

Zweite Stufe

In der zweiten Stufe der GA-Biosynthese wird das *ent*-Kauren über mehrere Intermediate zum GA₁₂-Aldehyd oxidiert (Abb. 6). Die beteiligten Enzyme sind zwei NADPH-abhängige Cytochrom P450-Monooxygenasen. Zu Beginn wird die Methylgruppe am

C-19 von Kauren in drei Schritten durch *ent*-Kauren-Oxidase (KO) über die Intermediate *ent*-Kaurenol und *ent*-Kaurenal oxidiert, um *ent*-Kaurensäure (KA) zu synthetisieren (Helliwell et al., 1999). Die *ent*-Kaurensäure wird anschließend in zwei Schritten am C7- und C6-Atom durch die *ent*-Kaurensäure-Oxidase (KAO) zum GA₁₂-Aldehyd oxidiert (Helliwell et al., 2001a). Die *ent*-Kauren-Oxidase wird in *Arabidopsis* hauptsächlich an der äußeren Membran der Plastiden und die *ent*-Kaurensäure-Oxidase am Endoplasmatischen Retikulum lokalisiert (Helliwell et al., 2001b). Danach wird durch *ent*-Kaurensäure-Oxidase das GA₁₂-Aldehyd zu GA₁₂, dem zuerst gebildeten Gibberellin und Vorläufer aller anderen Gibberelline, oxidiert.

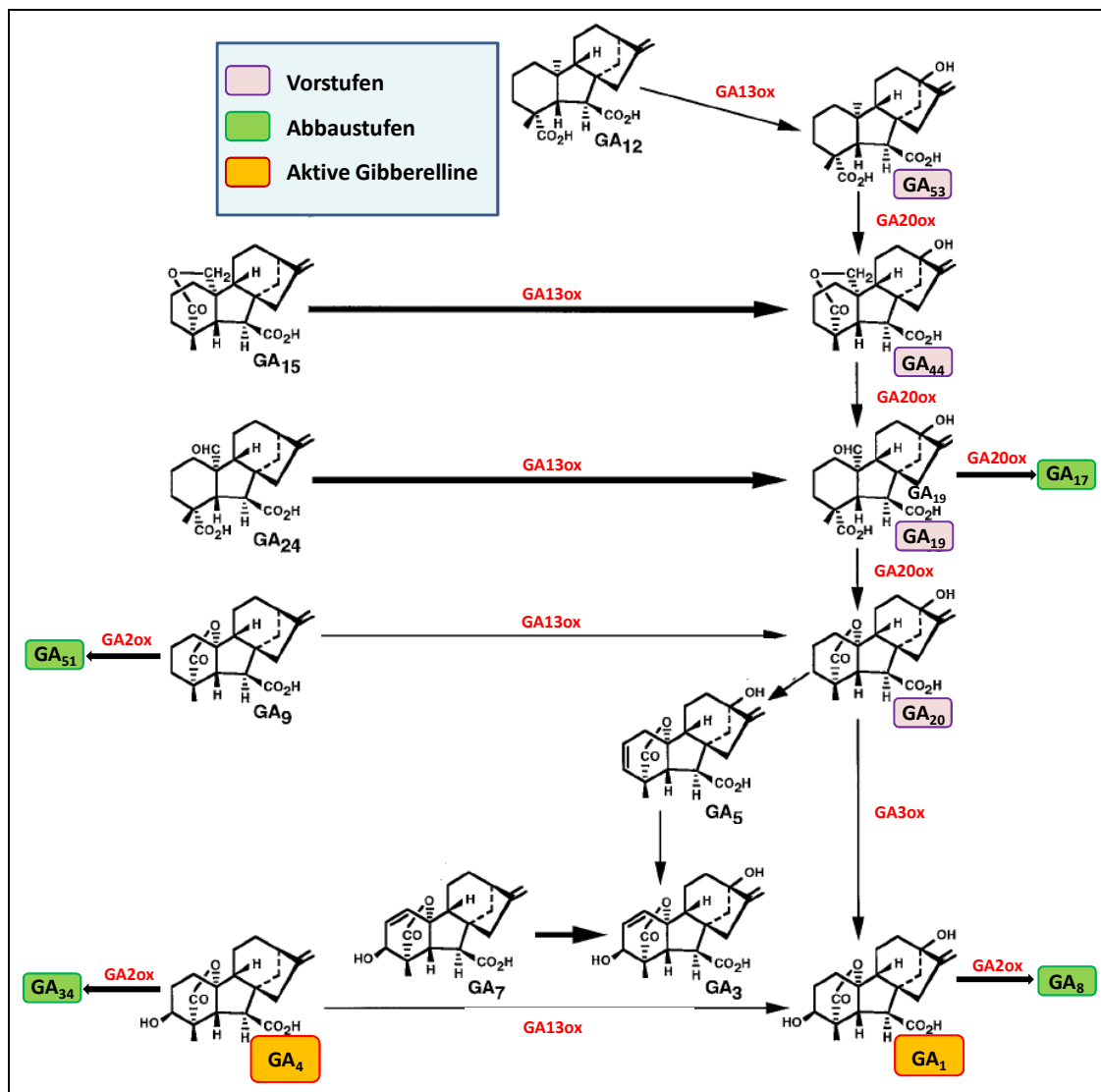
Dritte Stufe

In der dritten Stufe der Gibberellinbiosynthese werden aus GA₁₂ die weiteren C₂₀- und C₁₉-Gibberelline von einer Gruppe löslicher 2-Oxoglutarat-abhängiger Dioxygenasen im Cytosol gebildet (Lange, 1998). Die Enzyme benötigen daneben auch molekularen Sauerstoff als Co-Substrat. Zudem nutzen sie Fe²⁺ und Ascorbat als Co-Faktoren. Die einzelnen Schritte bei der Modifizierung von GA₁₂ variieren von Art zu Art und zwischen den Organen der gleichen Spezies. Die Reaktionen im vegetativen Gewebe folgen innerhalb der Arten einem ähnlichen Muster.

Die Gibberellinbiosynthese lässt sich im dritten Abschnitt in zwei Synthesewege unterteilen (Abb. 6). Der Nicht-13-Hydroxylierungsweg, der unter anderem in *Arabidopsis*-Trieben dominiert, führt zur Bildung des bioaktiven GA₄ (Talon et al., 1990). Der 13-Hydroxylierungsweg, der zum Beispiel in Mais als Hauptsyntheseweg vorliegt (Abb. 7), führt dagegen zur Bildung des bioaktiven GA₁ (Davis et al., 1999; Fujioka et al., 1988a).

Beim Nicht-13-Hydroxylierungsweg erfolgen von GA₁₂ ausgehend ebenfalls drei, durch GA20-Oxidase katalysierte, aufeinanderfolgende Oxidationen am C20-Atom, so dass GA₁₂ zu GA₁₅ und dieses über GA₂₄ zu GA₉ umgewandelt wird. Durch 3β-Hydroxylierung, katalysiert durch eine GA3-Oxidase, entsteht aus GA₉ das bioaktive GA₄ (Hedden und Kamiya, 1997). Durch 13-Hydroxylierung wird GA₁₂ zu GA₅₃ umgewandelt. Diese Reaktion wird durch Monooxygenasen (Thomas und Hedden, 2007; Yamaguchi, 2008) oder einer 2-Oxoglutarat-abhängige GA13-Oxidase (Magome et al., 2013) katalysiert. Danach erfolgen ebenfalls drei aufeinanderfolgende Oxidationen am C20-Atom, die alle von der gleichen multifunktionalen GA20-Oxidase katalysiert werden. Damit wird das Gibberellin GA₅₃ zu GA₄₄ und dieses über GA₁₉ zu GA₂₀

Der Untersuchungsschwerpunkt in der vorliegenden Arbeit lag insbesondere auf der Kulturart Mais als Rohstoff für die Bioenergiegewinnung. Aus diesem Grund sind in der Abbildung 7 die bislang bekannten Biosynthesewege der Gibberelline in Mais nach Davis et al. (1990) dargestellt. Diese umfassen den in Mais vorrangigen 13-Hydroxylierungsweg sowie die Umwandlungsprozesse der Gibberelline des untergeordneten Nicht-13-Hydroxylierungsweges.



10

Die Gibberellinbiosynthese kann auch durch verschiedene Wachstumshemmer blockiert werden, wie in der Abbildung 8 dargestellt ist. So gibt es vier Gruppen von GA-Biosynthese-Inhibitoren: 1. „Onium“ Verbindungen, 2. Verbindungen mit einem Stickstoffatom im Ring, 3. Verbindungen mit struktureller Ähnlichkeit von 2-Oxoglutarat und 4. 16, 17-Dihydro-GAs. Jede Inhibitorengruppe hemmt die Gibberellinbiosynthese an charakteristischen Stellen. Insbesondere der Wirkstoff Trinexapac-ethyl, zugehörig zur 3. Gruppe und im Präparat Moddus (Syngenta AG) vorkommend, war für die nachfolgenden Versuchsanstellungen von Interesse. Dieser Inhibitor hemmt in der letzten, dritten Stufe der Gibberellinbiosynthese die Schlüsselenzyme GA20-, GA3- und GA2-Oxidasen (Rademacher, 2000) (Abb. 8).

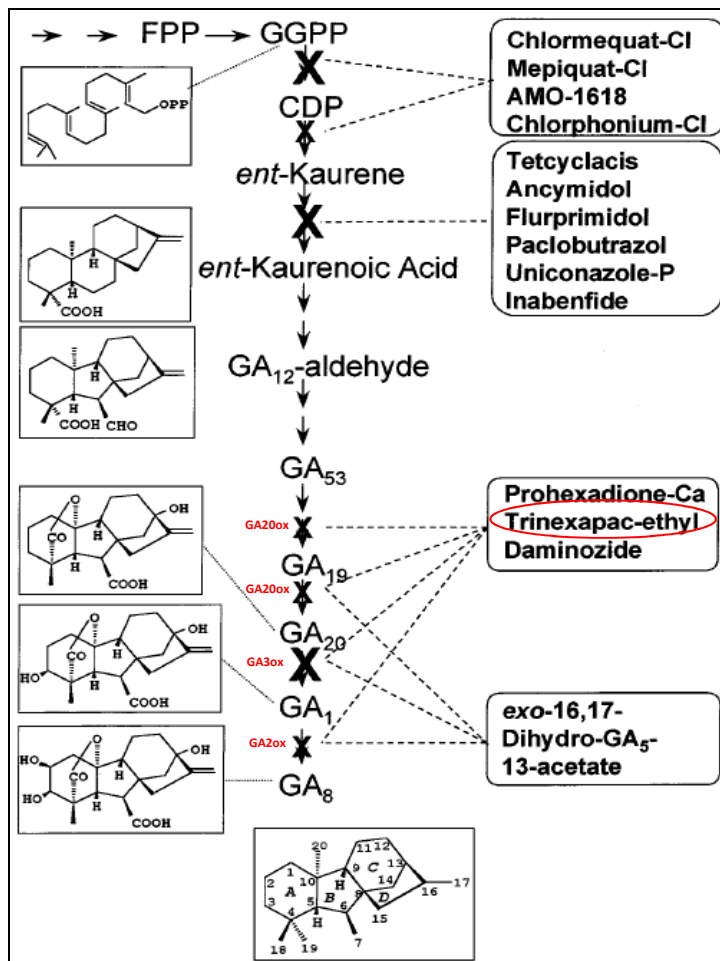


Abb. 8: Vereinfachte Darstellung der Biosyntheseschritte innerhalb der Gibberellinbiosynthese mit markierten Positionen der Hemmerwirkung (X = Hauptwirkung des Hemmers, x = geringere Wirkung des Hemmers) und roter Markierung des Wirkstoffs Trinexapac-ethyl des Wachstumshemmers Moddus (Syngenta AG) (Rademacher, 2000; modifiziert)

1.4. Gibberellinwirkung durch Perzeption und Signalübertragung

Das Gibberellin-induzierte Wachstum in Höheren Pflanzen unterliegt unterschiedlichen Regulationsmechanismen, welche intensiv untersucht und beschrieben wurden. So sind als Bestandteil der Gibberellin-Antwort auf der einen Seite negative Regulatoren (DELLA-Proteine) und auf der anderen Seite auch positive Regulatoren (F-Box-Proteine und GID1) identifiziert worden.

Die DELLA-Proteine befinden sich im Zellkern (Nukleus), gehören zur GRAS-Proteinfamilie und besitzen die wichtigen Domänen GRAS-Domäne, DELLA-Domäne und TVHNYP-Domäne (Itoh et al., 2002; Hartweck, 2008). Die konservierte GRAS-Domäne befindet sich am C-Terminus des Proteins und ist an der Bindung zu den F-Box-Proteinen beteiligt (Dill et al., 2004). Die DELLA-Domäne befindet sich am N-Terminus des Proteins und besteht aus 27 Aminosäuren, von denen die ersten 5 Aminosäuren namensgebend für die Proteine sind. Die DELLA-Proteine wirken als Repressoren der Gibberellin-abhängigen Entwicklung in Pflanzen, denn erst durch Gibberellin wird der Abbau der DELLA-Proteine induziert (Silverstone et al., 1998; Silverstone et al., 2007). Dabei vermittelt die DELLA-Domäne zusammen mit der benachbarten TVHNYP-Domäne die Interaktion des Repressors mit dem Gibberellin-Rezeptor (Griffiths et al., 2006; Willige et al., 2007).

Die F-Box-Proteine sind an einer positiven Regulation des Gibberellin-Signals beteiligt und wurden bislang in *Arabidopsis* (SLEEPY (SLY)) und Reis (GIBBERELLIN INSENSITIVE2 (GID2)) identifiziert (McGinnis et al., 2003; Sasaki et al., 2003). Beide Proteine besitzen ein F-Box Motiv am N-Terminus und sind Untereinheiten des SCF (Skp1/cullin/F-box) E3 Ligase-Komplexes. Dieser Komplex bindet an die DELLA-Proteine, wodurch diese polyubiquitiniert und folglich durch das 26S Proteasom abgebaut werden.

Anhand der Reismutante GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 (GID1) mit einem für GA-Mangel typischen Erscheinungsbild und ohne Wachstumsveränderung nach Applikation bioaktiver Gibberelline wurde nachgewiesen, dass dieses mutierte Gen für ein Protein kodiert, welches im Nukleus vorkommt und die Funktion eines Rezeptors besitzt (Ueguchi-Tanaka et al., 2005; Ueguchi-Tanaka et al., 2007).

Der bis heute bekannte Mechanismus der Gibberellin-Perzeption und -Signalübertragung ist in der Abbildung 9 dargestellt. Das GID1-Protein bildet eine tertiäre Struktur in Form einer Bindungstasche aus, in die das bioaktive Gibberellin über Wasserstoffbrückenbindungen bindet (Murase et al., 2008; Shimada et al., 2008). Innerhalb dieser

Bindungstasche liegen die für die bioaktiven Gibberelline charakteristische und für die Bindung an den Rezeptor wichtige Hydroxylgruppe des C3-Atoms sowie Carboxylgruppe des C6-Atoms. Die Oberfläche des gebundenen Gibberellins interagiert dabei mit dem N-terminalen Ende des Rezeptors, wodurch eine Konformationsänderung des Rezeptors induziert wird. Durch diese Konformationsänderung wird die Interaktion mit der DELLA- und TVHYNP-Domäne des DELLA-Proteins ermöglicht, wodurch die Affinität zu dem SCF E3 Ubiquitin-Ligase-Komplex erhöht wird (Murase et al., 2008). Dieser Komplex bindet über die F-Box-Proteine an die GRAS-Domäne des DELLA-Proteins, wodurch das DELLA-Protein polyubiquitiniert und durch das 26S Proteasom abgebaut wird. Damit wird die Transkription bestimmter Gene und folglich die Gibberellin-vermittelte Antwort ermöglicht.

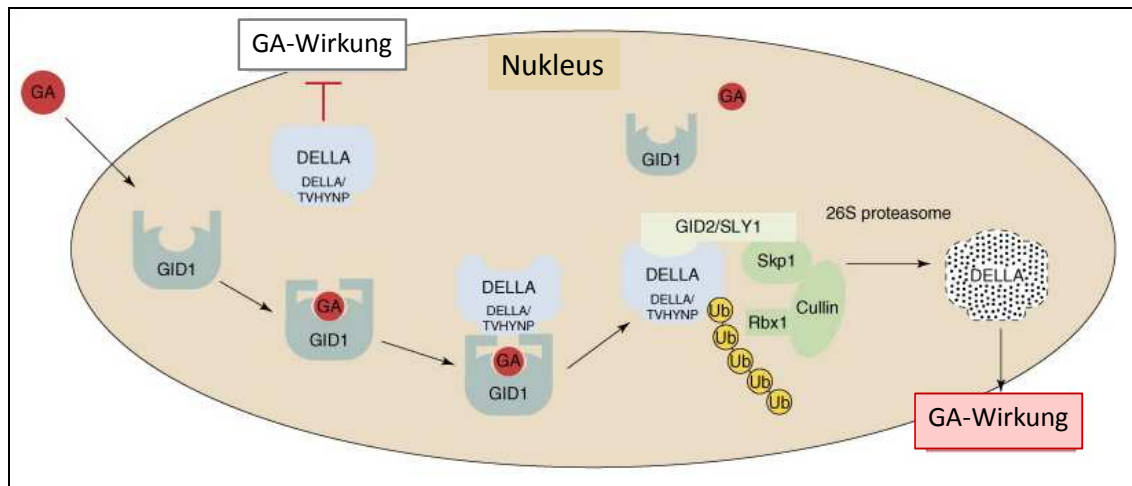


Abb. 9: Modell für die GA-Wirkung durch den Abbau von DELLA-Protein nach Hirano et al. (2008); In Abwesenheit von Gibberellin wird die Gibberellin-Wirkung durch das DELLA-Protein unterdrückt. Wenn Gibberellin vorhanden ist, bindet es an den Gibberellin-Rezeptor GID1, wodurch eine Konformationsänderung eintritt und das DELLA-Protein mit der DELLA- sowie TVHYNP-Domäne interagiert und der SCF E3 Ligase-Komplex (bestehend aus Skp1, Cullin, F-box Protein (GID2/SLY1) und RBX1) das DELLA-Protein erkennt. Das DELLA-Protein wird durch den SCF E3 Ligase-Komplex polyubiquitiniert und durch das 26S Proteasom abgebaut und die Gibberellin-Wirkung tritt ein; Ub: Ubiquitin, GA: Gibberellin.

1.5. Zielstellung

Im Rahmen dieser Arbeit wurden unterschiedliche bioaktive Gibberelline an potentiellen Energiepflanzen getestet. Als unter dem Aspekt der energetischen Verwertung interessante landwirtschaftliche Kulturarten wurden Winterweizen (*Triticum aestivum* L.), Winter- bzw. Sommerraps (*Brassica napus* L.), Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.), Mais (*Zea mays* L.) sowie Chinaschilf (*Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Hack.) ausgewählt. Die für die Prüfung der Gibberelline angelegten Gefäß- und Feldversuche

fanden in den Jahren 2009 bis 2012 auf den Versuchsflächen des Julius Kühn-Instituts (JKI) in Braunschweig statt. Folgende Fragestellungen wurden untersucht:

- Wie, in welcher Formulierung, zu welchem Zeitpunkt, in welcher Konzentration und wie häufig müssen Gibberelline bei der jeweiligen Kulturart appliziert werden?
- Welche Wirkung besitzen kommerziell erhältliche Gibberelline (GA₃, GA_{4/7}) und isolierte, bioaktive Gibberelline (GA₄, GA₇, GA₁, GA₅) auf den Gesamtpflanzenbiomasse- bzw. Kornertrag, den Anteil energierelevanter Inhaltsstoffe sowie Blühzeitpunkt und Abreifedauer?
- Wie verändern sich die endogenen Gibberellinhalte in Mais nach mehrfacher Behandlung mit den bioaktiven Gibberellinen GA₄ und GA₇ bzw. nach kombinierter Behandlung mit GA₄ und dem Wachstumshemmer Moddus und was lässt sich daraus für die Gibberellinbiosynthese in Mais ableiten?

2. Material und Methoden

2.1. Gefäßversuche

In den Jahren 2009 bis 2012 wurden Gefäßversuche mit Mais und Sonnenblume sowohl im Freiland (parallel zur üblichen Anbauperiode) als auch im Gewächshaus des Julius Kühn-Instituts in Braunschweig durchgeführt. Für jede Versuchsvariante wurden sechs bzw. acht Pflanzen verwendet. Während der Versuche wurden als Parameter die Wuchshöhe (Mais: bis zur Blattspitze des längsten Blattes; Sonnenblume: bis zum obersten Blatt bzw. Blattpaar) und das jeweilige Entwicklungsstadium der Pflanzen anhand der BBCH-Skala erfasst. Die BBCH-Einteilungen der einzelnen Kulturarten sind im Detail in der BBCH-Monografie (Meier und Bleiholder, 2006) nachzulesen.

Bei den Gewächshausversuchen wurde nur in der Zeit vom 15. Oktober bis 20. März durch Zusatzbeleuchtung (100 W/m^2) eine Tageslänge von 12 Stunden gewährleistet, ansonsten die Tageslänge nicht künstlich reguliert. Zudem wurde die Temperatur auf $22^\circ\text{C}/15^\circ\text{C}$ (Tag/Nacht) eingestellt. Das in den Gewächshausversuchen verwendete Tonsubstrat der Fa. Klamann ist vom Hersteller wie folgt charakterisiert:

pH Wert 5.5 (CaCl_2 , v/v 1:2.5), 210 mg N/l, 240 mg P_2O_5 /l, 270 mg K_2O /l, 100 mg Mg/l und alle erforderlichen Spurenelemente in ausgewogener Zusammensetzung.

Für die Gefäßversuche auf der Freifläche des Instituts wurde ein 3:1-Gemisch aus Komposterde und Torf (Gartentorf, Fa. Raiffeisen) verwendet. Durch Laboruntersuchungen wurden folgende Eigenschaften festgestellt:

2009/10: pH Wert 7 (CaCl_2 , v/v 1:2.5), 430 mg N/l, 710 mg P_2O_5 /l, 560 mg K_2O /l und 250 mg Mg/l.

2011/12: pH Wert 7 (CaCl_2 , v/v 1:2.5), 440 mg N/l, 730 mg P_2O_5 /l, 530 mg K_2O /l und 250 mg Mg/l.

2.2. Feldversuche

Um unter landwirtschaftlicher Praxis Erkenntnisse zu gewinnen, wurden in den Jahren 2009 bis 2012 Feldversuche auf dem Versuchsfeld des Julius Kühn-Instituts in Braunschweig-Völkenrode ($52^\circ 17'$ nördlicher Breite, $10^\circ 26'$ östlicher Länge, 80 m über NN) durchgeführt. Die Feldversuche waren nur begrenzt wiederholbar, so dass alle Kulturarten außer Chinaschilf lediglich in 2 Feldversuchsjahren angebaut werden konnten.

Der Boden am Standort ist als sandiger Lehm charakterisiert. Die Bestandsführung erfolgte entsprechend regionaler Empfehlungen. Die detaillierten Aussaat- bzw. Pflanztermine, verwendeten Sorten, Dünge- und Pflanzenschutzmaßnahmen sowie die jeweiligen Termine der Gibberellinapplikationen sind der Tabelle 1 zu entnehmen.

Tab. 1: Feldversuche 2009 - 2012: Übersicht zu Bestandsführung und Gibberellinapplikationen

Kulturart	Sorte	Aussaat/ Pflanzung	Düngung	Pflanzenschutz	Gibberellin- applikation
Anbaujahr 2009/2010					
Chinaschilf	783-6	05.06.09		29.06.09; 1,5 l/ha Certrol B 05.08.09; 4,0 l/ha Gardo Gold	29.07.2009
Winterweizen	‘Türkis’	22.10.09	22.03.10, 05.05.10, 08.06.10; je 60 kg N/ha (KAS)	14.04.10; 400 g/ha Atlantis WG + 1,5 l/ha Loredo 28.04.10; 1,25 l/ha Input + 0,4 l/ha Moddus 16.06.10; 2,5 l/ha Amistar Opti	1. Termin: 12.05.10 bzw. 2. Termin: 15.06.10
Winterraps	‘Taurus H’	27.08.09	22.03.10; 80 kg N/ha (KAS)	28.08.09; 2,5 l/ha Brasan (VA) 09.04.10; 1,1 l/ha Folicur 16.04.10; 75 ml/ha Karate Zeon	22.04.10
Mais	‘Atletico’	29.04.10	04.05.10; 140 kg N/ha (KAS)	4.06.10, 10.06.10; je 1,0 l/ha Callisto + 0,72 l/ha Milagro forte + 20 g/ha Peak	25.06.10
Sonnenblume	‘Metharoc’	05.05.10	06.05.10, 60 kg N/ha (KAS)	5.05.10; 2,6 l/ha Stomp (VA)	1. Termin: 05.07.10 bzw. 2. Termin: 04.08.10
Anbaujahr 2010/2011					
Chinaschilf	783-6	05.06.09	22.04.10; 40 kg N/ha (KAS) + 200 kg/ha 40er KornKali	30.04.10; 4,0 l/ha Gardo Gold	dreifach: 12.05.10, 26.05.10, 04.06.10
Winterweizen	‘Türkis’	14.10.10	21.02.11, 10.05.11; je 60 kg N/ha (KAS)	15.04.11; 400 g/ha Atlantis WG + 1,5 l/ha Loredo 12.05.10; 1,25 l/ha Input + 0,4 l/ha Moddus 24.05.11; 0,3 l/ha Decis fl.	1. Termin: 13.05.11 bzw. 2. Termin: 01.06.11
Sommerraps	‘Siesta’	01.04.11	10.05.11; 60 kg N/ha (KAS)	24.05.11; 0,3 l/ha Decis fl. 28.07.11; 3,0 l/ha Reglone	27.05.11
Mais	‘Atletico’	29.04.11	13.05.11; 150 kg N/ha (KAS)	27.05.11; 1,0 l/ha Callisto + 1,0 l/ha Milagro forte + 20 g/ha Peak	07.06.11
	‘Delitop’				
Sonnenblume	‘Metharoc’	11.05.11	10.05.11; 60 kg N/ha (KAS)	11.05.10; 2,6 l/ha Stomp (VA)	1. Termin: 06.07.11 bzw. 2. Termin: 29.06.11
Anbaujahr 2011/2012					
Chinaschilf	783-6	05.06.09		19.05.10; 4,0 l/ha Gardo Gold + 1,0 l/ha Callisto	vierfach: 05.05.11, 13.05.11, 19.05.11, 27.05.11

2.2.1 Versuchsanlagen

Chinaschilf (*Miscanthus sacchariflorus* (MAXIM.) HACK.)

Der erste Feldversuch (5 Pflanzen/Parzelle) wurde im Jahr 2009 unter Verwendung von Pflanzen des Genotyps 783-6 (Japan) aus *in vitro*-Vermehrung mit zwei Prüffaktoren (1. Gibberellinart: Kontrolle, GA₃, GA_{4/7}; 2. Konzentration: 25, 50, 75, 100 ppm) randomisiert in dreifacher Wiederholung angelegt. Dieser Pflanzenbestand wurde anschließend für zwei weitere Jahre (2010/11; 2011/12) genutzt, um in Kleinparzellen (9 Pflanzen/Parzelle) eine Mehrfachapplikation von Gibberellinen (Prüffaktoren: 1. Gibberellinart: Kontrolle, GA₄, GA₇; 2. Anzahl der Gibberellinapplikationen: einfach, dreifach (2010/11) bzw. einfach, vierfach (2011/12)) zu prüfen.

Raps (*Brassica napus* L.), Winterweizen (*Triticum aestivum* L.), Mais (*Zea mays* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.)

Dieser Feldversuch wurde in den Jahren 2010 und 2011 angelegt und bestand jeweils aus den vier Teilschlägen Winterraps, Winterweizen, Mais und Sonnenblume. Im ersten Anbaujahr wurden die Versuche mit Winterweizen und Sonnenblume jeweils als teilrandomisierte Blockanlagen mit den Prüffaktoren Applikationstermin (n = 2) und Gibberellinart (n = 4) konzipiert (Abb. 10).

Winterraps (WR)				Winterweizen (WW)				Mais (M)		Sonnenblumen (Sbl)			
K2e	GA ₃ e			II K2d	II K1c	II GA ₄ d	II K1d	I K2d	I K1d	II K2d	II K1c	II GA ₄ d	II K1d
GA _{4/7} e	GA ₃ e	GA ₇ e	GA ₄ d	II K2b	II GA ₇ c	II GA ₇ d	II K2c	I GA ₄ d	I K1c	II K2b	II GA ₇ c	II GA ₇ d	II K2c
				Applikationstermin 2						Applikationstermin 2			
GA ₄ c	K1e	K2d	K2c	II GA ₄ c	II GA ₇ a	II K2a	II GA ₇ b	I K2c	I GA ₇ d	II GA ₄ c	II GA ₇ a	II K2a	II GA ₇ b
GA ₄ b	GA ₇ d	GA ₃ d	GA _{4/7} d	II K1a	II GA ₄ a	II K1b	II GA ₄ b	I GA ₇ c	I K2b	II K1a	II GA ₄ a	II K1b	II GA ₄ b
K2b	K1d	GA ₄ a	K1c	I K2d	I K1c	I GA ₄ d	I K1d	I GA ₄ c	I K1b	I K2d	I K1c	I GA ₄ d	I K1d
GA _{4/7} c	GA ₇ c	GA _{4/7} b	GA ₃ c	I K2b	I GA ₇ c	I GA ₇ d	I K2c	I K2a	I GA ₇ b	I K2b	I GA ₇ c	I GA ₇ d	I K2c
				Applikationstermin 1						Applikationstermin 1			
K1b	K1a	K2a	GA ₇ b	I GA ₄ c	I GA ₇ a	I K2a	I GA ₇ b	I K1a	I GA ₄ b	I GA ₄ c	I GA ₇ a	I K2a	I GA ₇ b
GA ₃ b	GA ₇ a	GA _{4/7} a	GA ₃ a	I K1a	I GA ₄ a	I K1b	I GA ₄ b	I GA ₇ a	I GA ₄ a	I K1a	I GA ₄ a	I K1b	I GA ₄ b

Abb. 10: Feldversuchsplan 2010;

I und II: 1. und 2. Applikationstermin, a-e: Wiederholungen, K1: unbehandelte Kontrolle, K2: Kontrolle mit Blattdüngelösung ohne Gibberellin (Parzellengröße: 6 × 9 m (WR, WW, M), 5 × 9 m (Sbl))

Bei Winterweizen wurde nach der Bestockung (BBCH 30) und zu Blühbeginn (BBCH 61), bei der Sonnenblume zum Sternstadium (BBCH 51) bzw. zu Blühbeginn (BBCH 61) appliziert. Bei Winterraps erfolgte die Applikation zu Blühbeginn (BBCH 60) und bei Mais zum 8-Blatt-Stadium mit einem Knoten (BBCH 18/31). Bei Winterraps und Sonnenblume wurde lediglich der Faktor Gibberellinart (für Winterraps: $n = 6$, für Mais: $n = 4$) in einer vollständig randomisierten Blockanlage getestet (Abb. 10). Die Gibberellinarten mit $n = 4$ beinhalteten immer eine unbehandelte Kontrolle, eine Kontrolle mit Blattdüngelösung ohne Gibberellin und je eine Blattdüngelösung mit GA₄ bzw. GA₇; bei $n = 6$ kamen die Varianten Blattdüngelösung mit GA₃ bzw. GA_{4/7} hinzu. Der Versuch wurde als Feldanlage mit jeweils 4 oder 5 Wiederholungen (Parzellen) pro Variante innerhalb einer Kulturart konzipiert. Im Jahr 2011 wurde dieser Feldversuch mit 3 Änderungen wiederholt (Abb. 11):

1. Sommerraps statt Winterraps aufgrund von Auswinterung
2. Zwei statt einer Maissorte ('Atletico', 'Delitop')
(teilrandomisierte Blockanlage)
3. Früherer 2. Applikationstermin bei der Sonnenblume (statt zu Blühbeginn, eine Woche vor dem Sternstadium (BBCH 33; 3 gestreckte Internodien)

Sonnenblumen (Sbl)				Mais (M)				Winterweizen (WW)				Sommerraps (SR)			
II K2d	II K1c	II GA ₄ d	II K1d	I K2d	I K1d	II K2d	II K1d	II K2d	II K1c	II GA ₄ d	II K1d	K2e	GA ₃ e		
II K2b	II GA ₇ c	II GA ₇ d	II K2c	I GA ₄ d	I K1c	II GA ₄ d	II K1c	II K2b	II GA ₇ c	II GA ₇ d	II K2c	GA _{4/7} e	GA ₄ e	GA ₄ e	GA ₄ d
Applikationstermin 2								Applikationstermin 2							
II GA ₄ c	II GA ₇ a	II K2a	II GA ₇ b	I K2c	I GA ₇ d	II K2c	II GA ₇ d	II GA ₄ c	II GA ₇ a	II K2a	II GA ₇ b	GA ₄ c	K1e	K2d	K2c
II K1a	II GA ₄ a	II K1b	II GA ₄ b	I GA ₇ c	I K2b	II GA ₇ c	II K2b	II K1a	II GA ₄ a	II K1b	II GA ₄ b	GA ₄ b	GA ₇ d	GA ₃ d	GA _{4/7} d
				Sorte 1: Atletico		Sorte 2: Delitop									
I K2d	I K1c	I GA ₄ d	I K1d	I GA ₄ c	I K1b	II GA ₄ c	II K1b	I K2d	I K1c	I GA ₄ d	I K1d	K2b	K1d	GA ₄ a	K1c
I K2b	I GA ₇ c	I GA ₇ d	I K2c	I K2a	I GA ₇ b	II K2a	II GA ₇ b	I K2b	I GA ₇ c	I GA ₇ d	I K2c	GA _{4/7} c	GA ₇ c	GA _{4/7} b	GA ₃ c
Applikationstermin 1								Applikationstermin 1							
I GA ₄ c	I GA ₇ a	I K2a	I GA ₇ b	I K1a	I GA ₄ b	II K1a	II GA ₄ b	I GA ₄ c	I GA ₇ a	I K2a	I GA ₇ b	K1b	K1a	K2a	GA ₇ b
I K1a	I GA ₄ a	I K1b	I GA ₄ b	I GA ₇ a	I GA ₄ a	II GA ₇ a	II GA ₄ a	I K1a	I GA ₄ a	I K1b	I GA ₄ b	GA ₃ b	GA ₇ a	GA _{4/7} a	GA ₃ a

Abb. 11: Feldversuchsplan 2011;

I und II: 1. und 2. Applikationstermin oder Sorte 1 und Sorte 2 (Mais), a-e: Wiederholungen, K1: unbehandelte Kontrolle, K2: Kontrolle mit Blattdüngelösung ohne Gibberellin (Parzellengröße: 6 × 8,5 m (WR, WW, M), 5 × 8,5m (Sbl))

Die Gibberellinapplikationen erfolgten in beiden Jahren in einer Konzentration von 5×10^{-5} mol/l. Die unbehandelte Kontrolle (K1) wurde in den Feldversuchen als Kontrollvariante für die Kontrolle mit Blattdüngelösung (K2) verstanden und auch so behandelt. Das heißt, wenn keine Unterschiede zwischen diesen beiden Varianten festgestellt wurden, was hier bei allen Untersuchungen der Fall war (siehe im Anhang; Tab. 16 bis Tab. 20), wurde ausschließlich K2 als Kontrolle im Vergleich mit den anderen, zuvor aufgeführten Behandlungsvarianten (GA₃, GA₄, GA_{4/7}, GA₇) herangezogen.

2.2.2 Versuchsdurchführung

Chinaschilf

Zu Versuchsbeginn (29.07.2009) wurden von den selektierten Pflanzen in den jeweiligen Parzellen je zwei lange und zwei kurze Triebe ausgewählt, markiert und deren anfängliche Längen aufgenommen. Als „lang“ wurden Triebe definiert, die im Schnitt um 30 cm lang waren, während die kurzen Triebe um 15 cm herum schwankten. Nach der Blattapplikation wurde einmal pro Woche die Länge (vom Boden bis zum Blattgrund des obersten Blattes, Abb. 12) der markierten Triebe gemessen und am 08.09.2009 eine abschließende Bonitur durchgeführt. Im Unterschied zum ersten Versuchsjahr wurden in den Jahren 2010 bis 2012 für die Bonitur der Pflanzenlänge pro Parzelle lediglich drei der längsten Triebe ausgewählt.



Abb. 12: Darstellung des Blattgrundes von Chinaschilf (roter Pfeil)



Abb. 13: Mähdrusch von Raps (Fa. Hege) und Weizen (Fa. Wintersteiger)

Alle weiteren durchgeführten kulturartspezifischen Bonituren, Erhebungen von Ertragsparametern, Erntetermine, geerntete Flächen, verwendete Erntetechnik (Abb. 13) sowie Inhaltsstoffanalysen bei den Feldversuchen sind im Detail in der Tabelle 2 aufgeführt.

Tab. 2: Feldversuche: Übersicht zu kulturartspezifischen Bonituren, Ernte und Inhaltsstoffanalysen

Kulturart	Ertragsparameter/Bonituren	Erntetermin/ Erntefläche	Erntetechnik	Inhaltsstoff- analysen
Anbaujahr 2009/10				
Winterweizen	Tausendkorngewicht, Kornertrag, <u>an 1 m² / Parzelle:</u> Verhältnis Korn zu Stroh	21.07.2010 18 m ²	Parzellenmäh- drescher (Fa. Win- tersteiger)	Stärke Rohprotein Rohasche Wasser
Winterraps	Tausendkorngewicht, Kornertrag, <u>an 10 Pflanzen / Parzelle:</u> Triebanzahl 2. und 3. Ordnung / Pflanze, Schotenfüllung / Triebe 3. Ordnung	19.07.2010 18 m ²	Parzellenmäh- drescher (Fa. Hege)	Fettsäuren Rohprotein Gesamtfett Wasser
Mais	Gesamtpflanzenbiomasseertrag	23.09.2010 12.10.2010 (1 m ² /Parzelle)	Machete/ Astschere	Rohprotein Stärke ELOS, EULOS Rohfaser Rohasche Wasser
Sonnenblume	Tausendkorngewicht, Kornertrag, prozentualer Anteil blühender Pflanzen / Parzelle, Reifegrad der Pflanzen / Parzelle <u>an 20 Pflanzen / Parzelle:</u> Gesamtpflanzenbiomasse, Pflanzen- höhe bis zum letzten obersten Blatt, Blütenkorbdurchmesser	26.10.2010 15 m ²	Gartenschere; nach 1 Woche Kastentrocknung (50°C) gedroschen mit Parzellenmäh- drescher (Fa. Win- tersteiger)	Fettsäuren Rohprotein Gesamtfett Wasser
Anbaujahr 2010/11				
Chinaschilf	Triebblängen, Gesamtpflanzenbiomasseertrag	03.03.2011 6 m ²	Elektrische Heckenschere	Wasser
Winterweizen	Tausendkorngewicht, Kornertrag, <u>an 1 m² / Parzelle:</u> Verhältnis Korn zu Stroh	27.07.2011 16,5 m ²	Parzellenmäh- drescher (Fa. Win- tersteiger)	Stärke Rohprotein Rohasche Wasser
Sommerraps	Tausendkorngewicht, Kornertrag, <u>an 20 Pflanzen / Parzelle:</u> Triebanzahl 2. und 3. Ordnung / Pflanze, Schotenanzahl und -füllung / Triebe 2. und 3. Ordnung, Schoten- und Korngewicht / Triebe 1., 2. und 3. Ordnung	10.08.2011 16,5 m ²	Parzellen- mähdrescher (Fa. Hege)	Fettsäuren Rohprotein Gesamtfett Wasser
Mais	Gesamtpflanzenbiomasseertrag	27.09.2011 19,5 m ²	Reihenhäcksler (Fa. Pöttinger)	Rohprotein Stärke ELOS, EULOS Rohfaser Rohasche Wasser
Sonnenblume	Tausendkorngewicht, Kornertrag, pro- zentuale Anteil blühender Pflanzen / Parzelle, Reifegrad der Pflanzen / Parzelle <u>an 20 Pflanzen / Parzelle:</u> Gesamtpflanzenbiomasse, Pflanzen- höhe bis zum letzten obersten Blatt, Blütenkorbdurchmesser	26.10.2011 15 m ²	Gartenschere; nach 1 Woche Kastentrocknung (50°C) gedroschen mit Parzellenmäh- drescher (Fa. Win- tersteiger)	Fettsäuren Rohprotein Gesamtfett Wasser
Anbaujahr 2011/12				
Chinaschilf	Triebblängen, Gesamtpflanzenbiomasseertrag	29.02.2012 6 m ²	Elektrische Heckenschere	Wasser

Die Bestimmung des Reifegrades der Sonnenblumenpflanzen erfolgte dabei nach folgender Skalierung:

- 1 = alle Pflanzenteile braun, Pflanze vollständig abgestorben
- 2 = Pflanzenteile überwiegend braun
- 3 = Blütenboden dunkelbraun, Blätter abgestorben, Stängel überwiegend braun
- 4 = Blütenboden überwiegend braun, Blätter beginnen braun zu werden, Stängel überwiegend gelb
- 5 = Blütenboden beginnt braun zu werden
- 6 = Pflanze komplett hellgelb
- 7 = Blütenboden hellgelb, Rest der Pflanze grün
- 8 = Blütenboden beginnt hellgelb zu werden, Rest der Pflanze grün
- 9 = Pflanze komplett grün

2.3. Gibberellinapplikationen

Von allen Gibberellinen wurden zunächst 0,1 M Stammlösungen in einem Ethanol-Aceton-Gemisch (v:v) unter Berücksichtigung der Reinheitsgradangaben der Hersteller (Tab. 3) angesetzt und aus diesen die in den Versuchen eingesetzten Lösungen hergestellt. In den ersten Versuchen (2009) wurden Konzentrationen in ppm in den späteren Versuchen in mol/l verwendet. Zur Erleichterung der Vergleichbarkeit der Ergebnisse zeigt Tabelle 4 eine Umrechnungstabelle.

Tab. 3: Reinheitsgradangaben der Hersteller der verwendeten Gibberelline und nachgewiesene Verunreinigungen mittels eigener GC-MS-Analytik

	2009/10		2011/12	
Gibberellin	Reinheitsgradangaben der Hersteller (%)	Nachgewiesene GAs / Verunreinigungen per GC-MS	Reinheitsgradangaben der Hersteller (%)	Nachgewiesene GAs / Verunreinigungen per GC-MS
GA ₃	90,8	GA ₁ , GA ₃ , GA ₃ -Isolactone (Spuren)	90,8	GA ₁ , GA ₃ , GA ₃ -Isolactone (Spuren)
GA _{4/7}	91,1 (55,2% GA ₄)	GA ₇ (~30%)	91,1 (55,2% GA ₄)	GA ₇ (~30%)
GA ₁	97,6	nicht bestimmt	-	-
GA ₅	99,0	nicht bestimmt	-	-
GA ₄	99,0	Epi-3-GA ₄ (Spuren)	99,0	Epi-3-GA ₄ (Spuren)
GA ₇	97,5	GA ₃ (Spuren)	91,6	GA ₄ (~10%)

Tab. 4: Umrechnungstabelle für die verwendeten Gibberellinkonzentrationen

Gibberellin	Konzentrationen								Einheit
GA ₃	3,8	19	25	38	50	75	100	200	ppm
	10 ⁻⁵	5·10 ⁻⁵	0,7·10 ⁻⁴	10 ⁻⁴	1,3·10 ⁻⁴	2,0·10 ⁻⁴	2,6·10 ⁻⁴	5,2·10 ⁻⁴	mol/l
GA _{4/7}	3,3	16	25	33	50	75	100	200	ppm
	10 ⁻⁵	5·10 ⁻⁵	0,8·10 ⁻⁴	10 ⁻⁴	1,5·10 ⁻⁴	2,3·10 ⁻⁴	3,0·10 ⁻⁴	6,1·10 ⁻⁴	mol/l

2.3.1 Blattapplikation

Grundlage der erstellten wässrigen Sprühlösungen mit dem jeweiligen Gibberellin war eine Blattdüngelösung mit den Bestandteilen 1 g/l Ammoniumsulfat, 1 g/l Zitronensäure sowie für die bessere Benetzung 0,05% eines haushaltsüblichen Tensids (Fa. „Clean and Clever“, 5 – 15% anionische Tenside und < 5% nichtionische Tenside). Bei den Gefäßversuchen wurden alle Blätter der Pflanzen mit Hilfe einer Drucksprühflasche (Fa. Gloria, 1,25 l) vollständig benetzt. Bei den Feldversuchen kam, mit Ausnahme von den Chinaschilfversuchen, in denen ein Kolbenrückensprühgerät (Fa. Gloria, 12 l) verwendet wurde, eine Feldspritze (Fa. Holder, 18 m Arbeitsbreite, Abb. 14) zum Einsatz.



Abb. 14: Gibberellinbehandlung von Sonnenblumen mit einer Feldspritze (Fa. Holder)

2.3.2 Wurzelapplikation

Zur Prüfung der Möglichkeit einer Gibberellinapplikation über die Wurzeln wurden zwei unterschiedliche Verfahren geprüft. Zum einen wurde einer Stickstoffdüngelösung (Ammoniumnitrat-Harnstoff-Lösung; AHL) eine definierte Menge an Gibberellin zugegeben und nahe der Pflanze in den Boden injiziert. Zum anderen wurde den Pflanzen eine definierte Gibberellinmenge als Gießlösung zugeführt.

Bodeninjektion

Zu 100 ml einer Ammoniumnitrat-Harnstoff-Lösung (Stickstoffgehalt 28 – 30%) wurden entsprechende Mengen der Gibberellinstammlösung zugesetzt. Eine 5 ml-Einwegspritze wurde 7 cm von der Pflanze entfernt im Boden versenkt und mithilfe einer Pipette (Fa. Eppendorf) mit jeweils 3 ml der vorbereiteten AHL-Lösung pro Topf/Pflanze gefüllt. Nach vollständiger Aufnahme der Düngelösung in den Boden wurde die Einwegspritze entfernt und das Loch mit Erde verschlossen.

Gießen

Die Gießlösung entsprach der Blattdüngelösung (siehe 2.3.1.) ohne Tensidzusatz. Jeweils 100 ml mit einer Gibberellinkonzentration von 10^{-4} mol/l wurden pro Topf und Pflanze eingesetzt.

2.5. Chemische Analytik

Für alle nachfolgend beschriebenen Inhaltsstoffanalysen wurden die Pflanzenproben bei 60°C getrocknet und anschließend mit einem 1 mm-Siebeinsatz in einer Brabender-Mühle vermahlen.

Wassergehalt

Pflanzenmaterial bzw. Körner wurden im Umluft-Trockenschrank bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet (ca. 24 Stunden) und der Wasseranteil anhand von Anfangs- und Endgewicht per Gewichts Differenz prozentual berechnet.

Rohasche

Zur Ermittlung des Rohaschegehaltes wurde die Probe 5 Stunden bei 550°C im Muffelofen verascht (VDLUFA-Methodenbuch III, 1983/88/93/97).

Stärkegehalt

Die Bestimmung erfolgte nach der Methode aus dem VDLUFA-Methodenbuch III (1983/88/93/97). Im ersten Schritt wurde die Probe mit verdünnter Salzsäure zum Sieden gebracht und nach Klärung und Filtration die optische Drehung am Polarimeter (Typ P3002RS, Fa. Krüss) ermittelt. Im zweiten Schritt wurde die Probe erneut – diesmal mit 40%igem Ethanol – extrahiert und das Filtrat mit Salzsäure angesäuert. Nach Klärung und Filtration wurde wie zuvor die optische Drehung gemessen. Der

Stärkegehalt wurde aus der Multiplikation der Differenz beider Messungen mit einem bekannten pflanzenartspezifischen Faktor ermittelt. Dieser Faktor hat für Maisstärke den Wert 184,6°, für Weizenstärke den Wert 182,7° und für übrige Stärkearten den Wert 184°.

Gesamtfettgehalt

Die Körner wurden bis zur Gewichtskonstanz bei 105°C im Trockenschrank getrocknet und für 0,5 bis 1 Stunde im Exsikkator abgekühlt. Anschließend wurde der Fettgehalt unter Verwendung eines NMR-Spektrometers Newport 4000 (Fa. Oxford Analytical Instruments Limited) als Doppelbestimmung bei Neubefüllung des Messgefäßes erfasst. Durch die integrierte Software im Gerät erfolgte sowohl die Berechnung der Kalibrationsgeraden als auch die Bestimmung des Ölgehalts der Proben. Die erste Kalibrierung erfolgte mit drei Standards (Proben mit bekanntem Ölgehalt). Die zweite Kalibrierung wurde mit dem Öl der HO-Sonnenblumensorte Cadasol durchgeführt und das Signal/Masse-Verhältnis gleich 100% gesetzt.

Fettsäurespektren

Die Methode ist im VDLUFA-Methodenbuch III (1983/88/93/97) beschrieben. Die Samen wurden mit einer elektrischen Mühle (Typ MC 23200, Fa. Siemens) vermahlen und anschließend unter Zugabe von Petroleumbenzin im Ultraschallbad 20 min extrahiert. Die im Extrakt enthaltenen Fettsäuren wurden durch Natriummethylatlösung in Methylester überführt. Die Messung dieser Fettsäuremethylester erfolgte am Gaschromatographen mittels Flächennormierung (Hewlett Packard 5890 Series II, Quarzkapillarsäule RESTEK Stabilwax (Länge: 30cm, ID: 0,32 mm), Säulenofen: 220°C, Injektortemperatur: 250°C, Flammen-Ionisations-Detektor-Temperatur: 270°C, Trägergas: Stickstoff mit einer Flussrate von 40 ml/min).

Rohproteingehalt

Die quantitative Stickstoffbestimmung beruhte auf der Methode von Dumas und wurde mittels einer abgewandelten (thermokonduktometrischen) Methode mit dem Analysegerät LECO FP 2000 (LECO Corporation) durchgeführt. Dabei wurde die eingewogene Probe in einem Verbrennungsofen bei 1050°C unter reiner Sauerstoffatmosphäre verbrannt, wobei N₂, N_xO und CO₂ entstanden. Ein Teil des verdichteten Gasgemisches wurde vom Trägergas Helium zum Katalyseofen geleitet – dort fand die Reduktion der

N_xO-Gase an Kupfer zu elementarem Stickstoff statt. Der Stickstoffgehalt wurde über einen Wärmeleitfähigkeitsdetektor und mit Hilfe einer integrierten Software ermittelt. Der Proteingehalt wurde durch Multiplikation des ermittelten Stickstoffwertes mit dem Faktor 6,25 errechnet.

Rohfaser

Die Rohfaser (Cellulose, Lignin, Pentosane, Suberin u. a.) umfasst den verbleibenden organischen, fett- und aschefreien Rest nach der Behandlung der Probe mit 1,25%iger Schwefelsäure- und 1,25%iger Kalilauge. Die Methode ist im VDLUFA-Methodenbuch III (1983/88/93/97) beschrieben. Die Bestimmung des Rohfasergehaltes erfolgte mit dem Fibertec System M (Fa. FOSS) und später mit dem ANKOM^{A 2000} Faseranalysator (Fa. ANKOM).

Enzymlösliche und -unlösliche Substanz (ELOS/EULOS)

Die Methode, beschrieben im VDLUFA-Methodenbuch III (1983/88/93/97), beruht auf der *in-vitro*-Verdaulichkeitsbestimmung nach de Boever (De Boever et al., 1988). Die Probe wurde zu Beginn in sogenannte FilterBags (Fa. ANKOM) eingewogen und verschweißt. Anschließend erfolgte nacheinander die Behandlung mit Pepsin-Salzsäure-Lösung zwecks Eiweißspaltung für 24 h bei 40°C, dann für 24 h bei 80°C, danach mit der Cellulase-Lösung zur Auflösung der Zellwände für 24 h bei 40°C. In dieser Form blieb der nicht lösliche Anteil im FilterBag, welcher getrocknet, gewogen und bei 500°C verascht wurde. Aus der Differenz vor und nach dem Veraschen (Glühverlust) wurde unter Berücksichtigung des Gehaltes an Trockenmasse und Asche die enzymlösliche organische Substanz (ELOS) in g/kg TM berechnet. Die enzymunlösliche Substanz (EULOS) in g/kg TM ergibt sich aus der Formel: Glühverlust des FilterBag/ 5 × TM in %.

Untersuchung endogener Gibberellinergehalte

Ernte des Pflanzenmaterials

Vier Maispflanzen pro Behandlungsvariante wurden ausgewählt und von jeder Pflanze 30 cm vom obersten, noch nicht vollständig entwickelten Blatt geerntet. Das Pflanzenmaterial wurde sofort in flüssigem Stickstoff zu Pulver gemörsert, pro Variante zu einer Mischprobe vereint und anschließend bis zur Analytik der endogene Gibberellinergehalte bei -79°C aufbewahrt.

Gibberellin-Extraktion

Zu etwa 0,2 g gefriergetrockneten Pflanzenmaterials wurden 6 ml eiskaltes, 80%iges Methanol und anschließend 2 ng des 17, 17-d2GA-Standard-Gemisches hinzugegeben. Das Standard-Gemisch enthielt die deuterierten Gibberelline A₁₅, A₉, A₅₁, A₄, A₃₄, A₅₃, A₄₄, A₁₉, A₁₇, A₂₀, A₁ und A₈ in einer Konzentration von je 0,5 ng/μl in Methanol. Damit konnte eine Quantifizierung in einem Bereich von 1 – 100 ng Gibberellin/g Trockengewicht vorgenommen werden. Nach Inkubation der Proben über Nacht bei -20°C wurden die Proben für 5 min bei 3000 U/min zentrifugiert, der Überstand mit einer Glaspipette abgenommen und in ein Abblasröhrchen überführt. Das Pellet wurde anschließend dreimal mit jeweils 2 ml 80%igem Methanol für 30 min auf Eis geschüttelt. Alle Überstände wurden vereint und bis auf 3 ml im Wasserbad unter Luftstrom eingeeengt, wobei eine Temperatur von 40°C nicht überschritten wurde.

Die wässrigen GA-Auszüge wurden mit 0,1 M KOH auf pH 8 eingestellt und viermal mit je 1 ml Ethylacetat (EtOAc) ausgeschüttelt. Nach kurzem Zentrifugieren wurde die obere organische Phase abgenommen und verworfen. Die wässrige alkalische Phase wurde mit 100%iger Essigsäure auf pH 3 eingestellt und anschließend viermal mit je 1 ml Ethylacetat (EtOAc) ausgeschüttelt. Nach jeweiligem kurzem Zentrifugieren wurde die obere organische Phase abgenommen und in einem Glas gesammelt. Die vereinigten sauren EtOAc-Phasen wurden mit 1 ml essigsauerm Wasser (pH 3,2) gewaschen, die obere Phase abgenommen, in ein Abblasröhrchen überführt und im Wasserbad unter Luftstrom getrocknet.

Methylierung der endogenen Gibberelline

Um die Gibberelline in leicht flüchtige Derivate zu überführen, wurden ihre Carboxylgruppen mittels Diazomethan methyliert, um zu gewährleisten, dass die Gibberelline bei der späteren Analytik über den Gaschromatographen ohne Zersetzung in die Gasphase übergehen (de Boer und Backer, 1954). Die getrockneten Gibberellin-Extrakte wurden in 100 μl Methanol aufgenommen, mit ca. 100 μl Diazomethan versetzt und für 30 min bei Raumtemperatur unter dem Abzug stehen gelassen. Die Methylierung der Proben wurde einmal wiederholt und die Proben anschließend erneut unter Luftstrom getrocknet.

Aufreinigung über Sep-pak-Kartuschen

Für die Aufreinigung wurden C₁₈-„reverse phase“ Sep-pak-Kartuschen (Waters, Eschborn) mit 10 ml Methanol konditioniert und mit 10 ml essigsaurem Wasser (pH 3,2) äquilibriert. Die Proben wurden in 100 µl Methanol gelöst, 5 ml essigsaures Wasser (pH 3,2) hinzugegeben, gut durchmischt und auf die Kartusche aufgetragen. Die Probengefäße wurden danach mit weiteren 5 ml essigsaurem Wasser gespült und die Spüllösung ebenfalls auf die Kartusche aufgetragen. Anschließend wurden die gebundenen Gibberelline mit 6 ml Methanol von der Kartusche eluiert. Das Eluat wurde wiederum unter Luftstrom getrocknet.

Auftrennung über Hochleistungsflüssigkeitschromatografie (HPLC)

Die Gibberelline wurden aufgrund ihrer unterschiedlichen Polaritäten mittels HPLC voneinander getrennt. Verwendet wurde eine Gradientenanlage aus zwei Pumpen (510 und 501; Waters, Eschborn) gesteuert über einen programmierbaren Gradienten-Controller (Waters, Eschborn).

Das verwendete Programm nutzte folgende Lösungsmittelgradienten: Für die mobile Phase über die Pumpe A wurden essigsaures Wasser (pH 3,2) und 100% Methanol (1:3) eingesetzt. Für die Pumpe B wurde 100% Methanol verwendet. Zur ersten groben Auftrennung und Reinigung gelangte die Probe über eine Polygosil 60-10 C₁₈-„reverse phase“-Vorsäule mit einer Partikelgröße von 10 µm (Waters, Eschborn). Die eigentliche Trennung erfolgte nachgelagert über eine C₁₈-„reverse phase“-Hauptsäule mit einer Partikelgröße von 4 µm (Waters, Eschborn). Die Fließgeschwindigkeit betrug 1 ml/min. Während des Programms wurde ein Lösungsmittelgradient sinkender Polarität durchlaufen (Tab. 5), so dass die Gibberelline nach abnehmender Polarität von der Säule eluierten. Die Fraktionen wurden unter Luftstrom getrocknet.

**Tab. 5: Laufmittelgradient für die HPLC-Trennung der Gibberelline;
Pumpe A: essigsaures Wasser (pH 3,2) mit 100% Methanol;
Pumpe B: 100% Methanol (3:1)**

Zeit (min)	Pumpe A (%)	Pumpe B (%)
0	100	0
20	50	50
40	0	100
50	0	100
52	100	0

Silylierung der methylierten endogenen Gibberelline

Es erfolgte eine Trimethylsilylierung der Hydroxylgruppen mit N-Methyl-N-trimethylsilyltrifluoracetamid (MSTFA). Dazu wurden die eingetrockneten Fraktionen jeweils in Methanol (viermal 50 µl) aufgenommen und in eine aus einer Pasteurpipette (Hirschmann Laborgeräte) gezogene Phiole überführt. Die Proben wurden unter Vakuum (Exsikkator Glaswerk Wertheim) eingetrocknet. Danach wurde in die Phiole 2 µl MSTFA gegeben, dann verschlossen und die Probe für 30 min bei 80°C inkubiert.

Identifizierung und Quantifizierung der endogenen Gibberelline über GC-MS

Die derivatisierten Gibberelline in den Proben wurden anschließend über einen Perkin Elmer AutoSystem XL Gaschromatographen (GC), kombiniert mit einem TurboMass Massenspektrometer (MS), identifiziert und quantifiziert (Lange et al., 2005). Dazu wurden die aufbereiteten Proben bei 60°C in eine SGE BPX5 Kapillarsäule (Länge: 30 m, Durchmesser: 0,25 mm, Dicke des Flüssigkeitsfilms: 0,25 µm; SGE, Großbritannien) des Gaschromatographen injiziert. Die Gibberelline wurden nach ihrem Siedepunkt durch sukzessive Temperaturerhöhung auf 360°C voneinander getrennt, mit einer Heliumflussrate von 1,5 ml/min von der GC-Säule eluiert und in das MS geleitet. Die Gaschromatogramme und gibberellinspezifischen Massenspektren wurden mit dem Computerprogramm TurboMass 5.4 ausgewertet. In der Tabelle 6 sind die spezifischen Retentionszeiten des Gaschromatogramms sowie die analysierten Ionenmassen des Massenspektrums der jeweiligen endogenen Gibberelline aufgeführt.

Tab. 6: Übersicht über die identifizierten Gibberelline mit deren Retentionszeiten in der GC und den aufgenommenen Ionenmassen; genutzte Ionenpaare zur Quantifizierung sind rot markiert

Gibberellin	HPLC-Fraktion (min)	Retentionszeit (min)	Ionenmassen (MG) endogenes GA / 17,17-d2-GA
GA ₁₅	39,5 – 41,5	15,54 – 15,58	239/241 284/286 298/300 312/314 344/346
GA ₉	39,5 – 41,5	10,95 – 10,98	226/228 270/272 286/288 298/300 330/332
GA ₅₁	31,5 – 33,5	12,92 – 12,96	225/227 268/270 284/286 328/330 386/388
GA ₄	33,5 – 35,5	12,87 – 12,90	225/227 284/286 289/291 328/330 418/420
GA ₃₄	29,5 – 31,5	14,46	261/263 288/290 506/508
GA ₅₃	39,5 – 41,5	12,58 – 12,61	207/209 389/391 416/418 448/450
GA ₄₄	23,5 – 25,5	17,40 – 17,44	207/209 238/240 373/375 417/419 432/434
GA ₁₉	31,5 – 33,5		374/376 402/404 434/436
GA ₁₇	33,5 – 35,5	13,67 – 13,71	208/210 433/435 460/462 492/494
GA ₂₀	25,5 – 27,5	12,62 – 12,64	207/209 375/377 418/420
GA ₁	17,5 – 19,5	14,53 – 14,55	207/209 235/237 313/315 376/378 448/450 491/493 506/508
GA ₈	13,5 – 15,5	16,06	207/209 238/240 281/283 448/450 535/537 594/596

Die Peakfläche des deuterierten Standardions ($P_{\text{Standardion}}$) und des unmarkierten endogenen Gibberellinions ($P_{\text{endogenes GA-ion}}$) wurden errechnet und so der Gehalt an endogenen Gibberellinen bestimmt. Der deuterierte Standard enthält einen Anteil an unmarkierten Ionen (Tab. 7), der von der Peakfläche des endogenen Gibberellinions abgezogen wurde. Zudem wurde die Anwesenheit der Isotope ^{13}C , ^{29}Si und ^{30}Si (aus der Trimethylsilylierung) berücksichtigt, indem mittels der bekannten Wahrscheinlichkeiten der Isotope (Budzikiewicz und Schäfer, 2010) für jedes Gibberellin ein Korrekturfaktor (Tab. 7) berechnet wurde.

Tab. 7: Unmarkierter und markierter Ionenanteil der benutzten 17,17-d₂-GA-Standards und Korrekturfaktoren der Gibberelline

Gibberellin	Ionenpaar (MG)	markierter Anteil	unmarkierter Anteil	Korrekturfaktor
GA ₁₅	241/239	1233151	33891	2,58
GA ₉	300/298	919894	1206	2,34
GA ₄	286/284	919533	103926	7,40
GA ₃₄	508/506	646388	1828	12,89
GA ₅₃	448/450	449000	693	8,08
GA ₄₄	238/240	455199	12703	7,74
GA ₁₉	374/376	119555	10407	8,08
GA ₂₀	420/418	796113	1315	7,40
GA ₁₇	492/494	29963	4	8,44
GA ₁	508/506	870452	1956	12,89
GA ₈	596/594	490286	1071	18,80
GA ₅₁	225/227	471438	141464	7,40

Die Ermittlung des endogenen Gibberellin-Gehaltes erfolgte nach folgender Formel:

$$\text{endogener GA-Gehalt (ng/g)} = \frac{P_{\text{endogenes GA-ion}}}{P_{\text{Standardion}}} \times \frac{\text{eingesetzte Standardmenge [ng]}}{\text{eingesetztes Frischgewicht [g]}}$$

2.5. Statistik

Die statistische Auswertung erfolgte mit dem Programm „Statistical Analysis Systems“ Version 9.3 (SAS 9.3). Die Versuchsergebnisse wurden nach der Prüfung auf Normalverteilung weiter verrechnet. Es erfolgte eine einfaktorielle ANOVA für den Faktor Behandlungsvariante bzw. eine zweifaktorielle ANOVA für die Faktoren Behandlungsvariante und Applikationstermin. Die Varianzanalyse wurde als GLM Prozedur durchgeführt. Die Terme Versuchsjahre (2010, 2011) wurden als zufällige Effekte und die Terme der Behandlungsvarianten sowie Applikationstermine als fixe Effekte behandelt. Die Mittelwertvergleiche wurden bei vorliegender Varianzhomogenität mit dem

Tukey-Test ($p \leq 0,05$) durchgeführt, wobei die Signifikanzen der Ergebnisse in Form von Buch-staben dargestellt wurden. Die Zuweisung unterschiedlicher Buchstaben bedeutet, dass die Werte signifikant unterschiedlich voneinander sind. Die Signifikanzen der Faktoren sind durch die p-Werte dargestellt, sowie $p \leq 0,05$ war. Bei ordinaler Skalierung (Bonitur des Reifegrades) wurde der Kruskal-Wallis-H-Test (nichtparametrisch, $p \leq 0,05$) angewendet und bei festgestellter Signifikanz anschließend zum paarweisen Vergleich der Wilcoxon-Mann-Whitney-Test ($p \leq 0,05$) angewandt.

3. Ergebnisse

3.1. Vorversuche: Optimierung der Gibberellinapplikation

Im Rahmen von Gefäßversuchen wurden 2009 und 2010 an ausgewählten Kulturarten (Sonnenblume, Mais, Chinaschilf) die Applikationsart, die Gibberellinkonzentration, der Applikationszeitpunkt sowie die Formulierung/der Netzmitteleinsatz optimiert. Ziel dieser Untersuchungen war es, die Unterschiede im Wirkungseintritt sowie in der Wirkungsintensität und -dauer der Gibberellinarten bei den ausgewählten Kulturarten in Abhängigkeit von den zuvor genannten Faktoren zu ermitteln, wobei als Beobachtungsparameter das Längenwachstum herangezogen wurde. Zudem erfolgte auch die Bonitur des Entwicklungsstadiums (BBCH-Stadium).

Wie bereits einleitend erwähnt, wurden für die unterschiedlichen geprüften Kulturarten verschiedenartige Wirkungen angestrebt. Während bei Mais (Sorten 'PR39G12' und 'Atletico') und Chinaschilf (Genotyps 783-6) eine dauerhafte Steigerung der Wuchslänge, also letztlich ein höherer Gesamtpflanzenbiomasseertrag im Vordergrund stand, lag bei der Sonnenblume (Sorte 'Metharoc') der Fokus auf einer möglichen Blüh- und Abreifeverfrühung und allenfalls gemäßigten Steigerung des Längenwachstums, um bei ausreichender Standfestigkeit einen möglichen Pilzbefall im Herbst zu vermeiden. Ausschließlich die Blüte nicht jedoch die Abreife der Sonnenblumen wurde in den Gefäßversuchen bonitiert.

3.1.1 Sonnenblume

Applikationsart

Insgesamt wurden eine Blattapplikation (siehe 2.3.1) und zwei Wurzelapplikationsvarianten (siehe 2.3.2) unter Nutzung der kommerziell verfügbaren Gibberelline GA₃ und GA_{4/7} getestet. Für den direkten Vergleich der Blattapplikation mit einer AHL-Bodeninjektion wurden an Sonnenblumen (Sorte 'Metharoc') zum BBCH 18/32 (8-Blatt-Stadium mit zwei gestreckten Internodien) Gibberelline in einer Konzentration von 50 ppm (entspricht $1,3 \times 10^{-4}$ mol/l GA₃ bzw. $1,5 \times 10^{-4}$ mol/l GA_{4/7}) appliziert. Eine zweite Variante der Wurzelapplikation in Form einer Gießlösung (100 ml) mit einer Gibberellinkonzentration von 10^{-4} mol/l erfolgte zum BBCH 12 (2-Blatt-Stadium). Über die Blätter appliziert wiesen beide Gibberellinarten einen gleichzeitigen Wirkungseintritt zwischen dem dritten und siebten Tag nach Applikation sowie eine Wirksamkeit von etwa drei Wochen auf (siehe Anhang; Tab. 21). Hinsichtlich der

Wirkungsintensität war ein signifikanter Unterschied zwischen GA_3 und $\text{GA}_{4/7}$ auszumachen. Bis zum Versuchsende (44 Tage nach Applikation) wurde ein zusätzlicher Längenzuwachs von 34 cm durch $\text{GA}_{4/7}$ und von 16 cm durch GA_3 bewirkt (Abb. 15). Weiterhin waren die mit $\text{GA}_{4/7}$ -behandelten Pflanzen am Weitesten im Entwicklungsstadium fortgeschritten (BBCH 63; Röhrenblüten im äußeren Drittel der Scheiben blühen), gefolgt von den GA_3 -behandelten Pflanzen (BBCH 57; Infloreszenz ist deutlich von den Laubblättern abgesetzt) und den Kontrollpflanzen (BBCH 55; Infloreszenz ist vom obersten Laubblatt abgesetzt). Jedoch verursachte die Applikation von GA_3 und $\text{GA}_{4/7}$ auch eine Reduktion des Durchmessers der Sonnenblumenkörbe, der bei der $\text{GA}_{4/7}$ -Anwendung stärker ausgeprägt war (Abb. 16).

Im Gegensatz zur Blattapplikation führte die Wurzelapplikation von 50 ppm GA_3 bzw. $\text{GA}_{4/7}$ in Kombination mit einer AHL-Bodeninjektion zu einem signifikant verminderten Längenwachstum, wobei die Wachstumshemmung unabhängig von der Gibberellinart in gleicher Intensität auftrat (Abb. 15). Die Wachstumshemmung erfolgte bei beiden Gibberellinvarianten gleichermaßen ab der dritten Woche bis zum Versuchsende (siehe Anhang; Tab. 21).

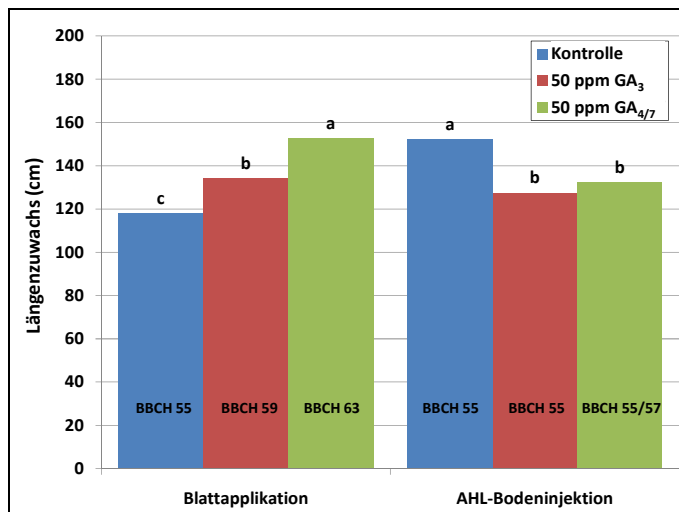


Abb. 15: Längenzuwachs und Entwicklungsstadium (gemittelt) bei Sonnenblume 44 Tage nach Blattapplikation bzw. AHL-Bodeninjektion mit 50 ppm GA_3 bzw. $\text{GA}_{4/7}$ zum BBCH 18/32 (8-Blatt-Stadium mit 2 gestreckten Internodien) (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Applikationsart; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen); AHL: Ammonium-Harnstoff-Lösung, BBCH 55: Infloreszenz ist vom obersten Laubblatt abgesetzt, BBCH 57: Infloreszenz ist deutlich von den Laubblättern abgesetzt, BBCH 63: Röhrenblüten im äußeren Drittel blühen

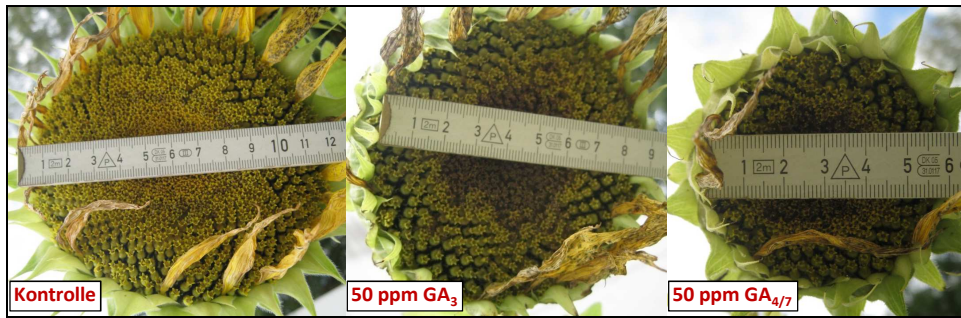


Abb. 16: Entwicklung des Sonnenblumenkorbdurchmessers nach Blattapplikation mit 50 ppm GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ zum BBCH 18/32 (8-Blatt-Stadium mit zwei gestreckten Internodien)

Die Wurzelapplikation per Gießlösung zeigte für GA_3 und $GA_{4/7}$ einen zeitgleichen Wirkungseintritt beider Gibberelline zwischen dem dritten und fünften Tag nach Applikation sowie ebenfalls eine gleichlange Wirkungsdauer von etwa drei Wochen wie bei der Blattapplikation (siehe Anhang; Tab. 22). Auch wenn GA_3 in der zweiten Woche nach Gießapplikation kurzfristig $GA_{4/7}$ in der Wirkungsintensität übertraf, bewirkten beide Gibberellinarten bis zum Versuchsende (59 Tage nach Applikation) eine gleichwertige Steigerung des Längenzuwachses von 10 - 14 cm sowie ein um ein BBCH-Stadium fortgeschrittenes Entwicklungsstadium im Vergleich zur Kontrolle (Abb. 17).

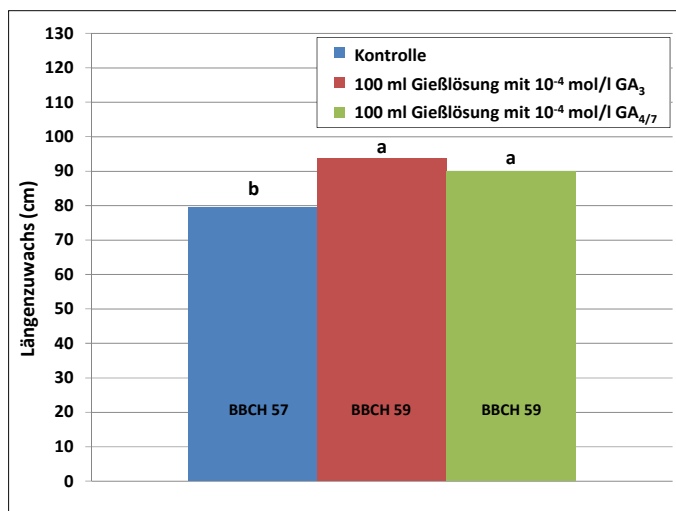


Abb. 17: Längenzuwachs und Entwicklungsstadium (gemittelt) bei Sonnenblume 59 Tage nach Wurzelapplikation per 100 ml Gießlösung mit je 10^{-4} mol/l GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ zum BBCH 12 (2-Blatt-Stadium) (Tukey-Test $p \leq 0,05$; $n = 4$ aus jeweils 2 Pflanzen); BBCH 57: Infloreszenz ist deutlich von den Laubblättern abgesetzt, BBCH 59: Infloreszenz noch geschlossen und Zungenblüten zwischen den Deckblättern sichtbar

Gibberellinkonzentration

Bei der Applikation in Form einer Bodeninjektion (AHL) wurden an der Sonnenblume (Sorte 'Metharoc') zum BBCH 18/32 (8-Blatt-Stadium mit zwei gestreckten Internodien) drei GA_3 - und $GA_{4/7}$ -Konzentrationen (50, 100 und 200 ppm; entspricht für GA_3 : $1,3$, $2,6$ und $5,2 \times 10^{-4}$ mol/l, für $GA_{4/7}$: $1,5$, 3 und 6×10^{-4} mol/l) geprüft. Im Falle der

Blattapplikation wurde nur $GA_{4/7}$ in den Konzentrationen 10^{-6} mol/l (0,33 ppm) und 3×10^{-4} mol/l (100 ppm) verglichen.

Bei der AHL-Bodeninjektion mit den zwei höchsten GA_3 - und $GA_{4/7}$ -Konzentrationen erfolgte lediglich ein temporärer Längenzuwachs (100 ppm GA_3 = 10 cm 30 Tage nach Applikation, 200 ppm GA_3 = 6 cm, 100 ppm $GA_{4/7}$ = 13 cm, 200 ppm $GA_{4/7}$ = 6 cm jeweils 16 Tage nach Applikation). Beide Gibberellinarten mit 50 sowie 200 ppm wiesen zum Versuchsende (44 Tage nach Applikation) im Vergleich zur Kontrolle eine signifikant geringere Wuchslänge auf (Abb. 18). Während innerhalb der GA_3 -Konzentrationsvarianten die Wachstumshemmung bei 50 ppm am stärksten ausgeprägt war, zeigte sich durch 50 ppm und 200 ppm $GA_{4/7}$ eine gleichstarke Wachstumshemmung.

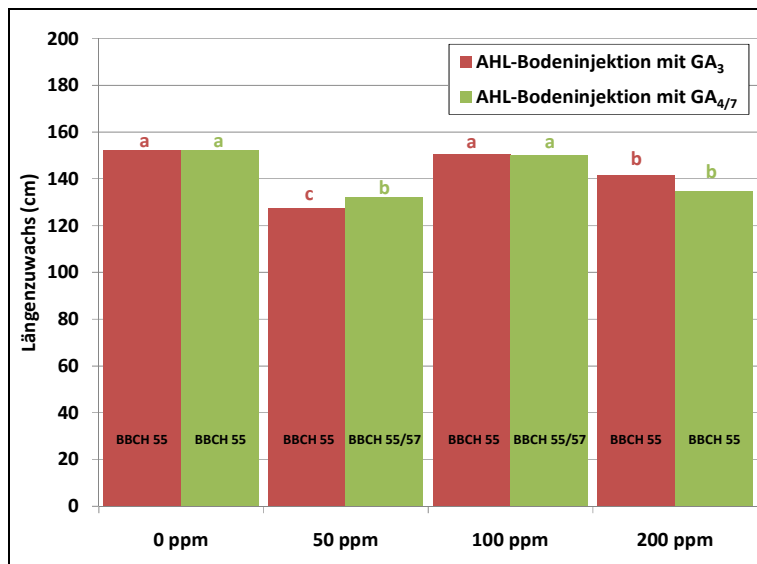


Abb. 18: Längenzuwachs und Entwicklungsstadium (gemittelt) bei Sonnenblume 44 Tage nach AHL-Bodeninjektion mit GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ in unterschiedlichen Konzentrationen zum BBCH 18/32 (8-Blatt-Stadium mit 2 gestreckten Internodien), (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Gibberellinart; $n = 4$ aus jeweils 2 Pflanzen); AHL: Ammonium-Harnstoff-Lösung

Durch die unterschiedlichen $GA_{4/7}$ -Konzentrationen (10^{-6} und 3×10^{-4} mol/l) bei der Blattapplikation wurden Unterschiede in der Blattentwicklung bewirkt. Die Blätter im oberen Bereich der Pflanze waren bei der höheren $GA_{4/7}$ -Konzentration wesentlich kleiner und schmaler, wie am Beispiel des sechzehnten Blattes von unten in Abbildung 19 zu sehen ist. Zu diesem Zeitpunkt war die geringere Konzentrationsvariante um 7 cm und die höhere um 11 cm mehr gewachsen als die Kontrolle. Bis zum Versuchsende (10 Wochen nach Applikation) blieben diese Wachstumsunterschiede der Pflanzen erhalten, jedoch zeigte nur die mit der höheren Konzentration behandelte Variante ein um zwei BBCH-Stadien fortgeschrittenes Entwicklungsstadium (BBCH 63; Röhrenblüten

im äußeren Drittel der Scheiben blühen) im Vergleich zur Kontrolle mit BBCH 59 (Infloreszenz noch geschlossen und Zungenblüten zwischen den Deckblättern sichtbar).

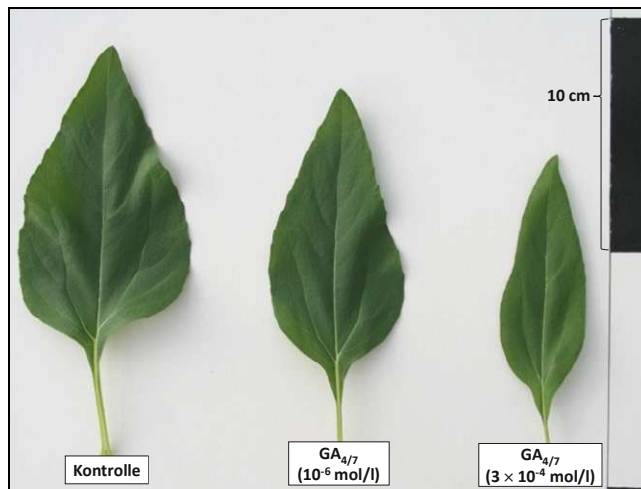


Abb. 19: Größe des sechzehnten Blattes von unten bei Sonnenblumen 8 Wochen nach Blattapplikation mit $GA_{4/7}$ in unterschiedlichen Konzentrationen zum BBCH 12 (2-Blatt-Stadium)

Applikationszeitpunkt

Da das Ziel der GA-Anwendung bei der Sonnenblume eine Blüh- und Abreifeverfrühung war, wurde in diesem Versuch vorrangig zu einem festgelegten Termin bonitiert, wie viele Pflanzen pro Applikationsvariante das Stadium BBCH 59 (Infloreszenz noch geschlossen und Zungenblüten zwischen den Deckblättern sichtbar) und höher erreicht hatten. Zusätzlich wurde auch der Längenzuwachs der Pflanzen bis zu diesem festgelegten Termin aufgenommen. Die Applikation erfolgte im Gewächshaus mit Sonnenblumenpflanzen zum BBCH 12 (2-Blatt-Stadium; frühe Applikation) bzw. BBCH 33 (Stadium mit drei gestreckten Internodien; späte Applikation) mit jeweils 10^{-4} mol/l der Gibberelline GA_3 , $GA_{4/7}$, GA_1 , GA_4 und GA_5 .

Früh appliziert konnten alle geprüften Gibberelline eine vorzeitige Blütenentwicklung induzieren (Abb. 20), unterschieden sich jedoch hinsichtlich der Wirkungsintensität. Im Gegensatz zu einer geringen Wirkung von GA_1 und GA_5 zeigten $GA_{4/7}$, GA_3 und GA_4 einen stärkeren Effekt. 87,5% der mit $GA_{4/7}$ behandelten Pflanzen waren sogar bereits weit über das Stadium BBCH 59 hinaus entwickelt (Abb. 21).

Spät appliziert zeigte sich ausschließlich bei dem mit $GA_{4/7}$, GA_3 und GA_4 behandelten Pflanzen eine vorzeitige Blüteninduktion, allerdings schwächer ausgeprägt als bei der frühen Applikation, obwohl auch hierbei immerhin 50% der $GA_{4/7}$ -behandelten Pflanzen ein höheres Entwicklungsstadium als BBCH 59 aufwiesen (Abb. 22).

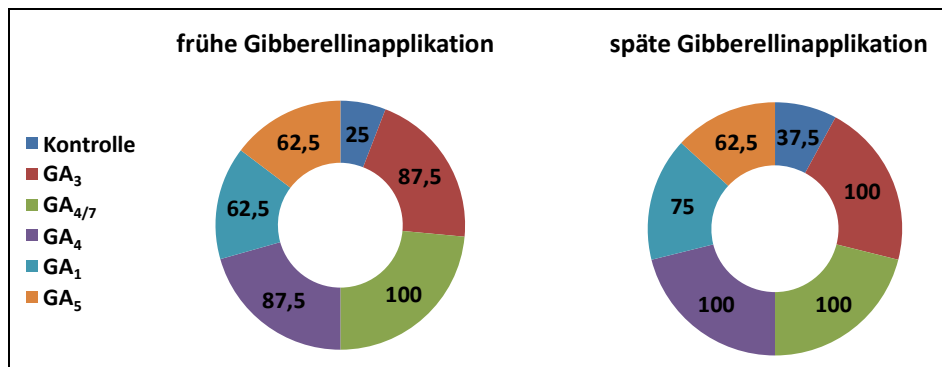


Abb. 20: Prozentualer Anteil an Sonnenblumen mit mindestens Stadium BBCH 59 (Infloreszenz noch geschlossen und Zungenblüten zwischen den Deckblättern sichtbar) 62 Tage nach früher (BBCH 12; 2-Blatt-Stadium) bzw. 37 Tage nach später (BBCH 33; 3 gestreckte Internodien) Blattapplikation mit GA₃, GA_{4/7}, GA₄, GA₁ bzw. GA₅ (jeweils 10⁻⁴ mol/l)

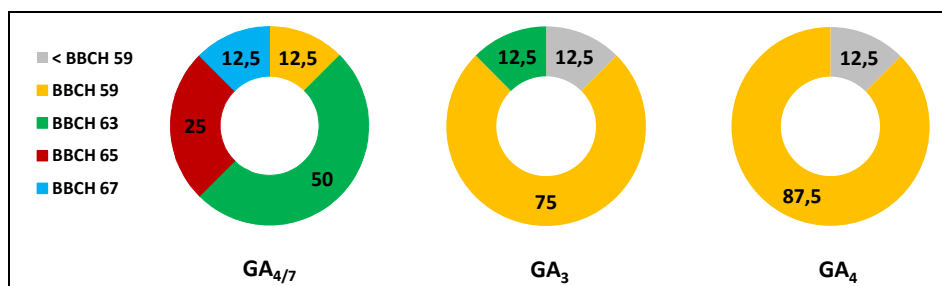


Abb. 21: Erreichte BBCH-Stadien (%) bei Sonnenblume 62 Tage nach früher Blattapplikation zum BBCH 12 (2-Blatt-Stadium) mit GA_{4/7}, GA₃ bzw. GA₄ (jeweils 10⁻⁴ mol/l)

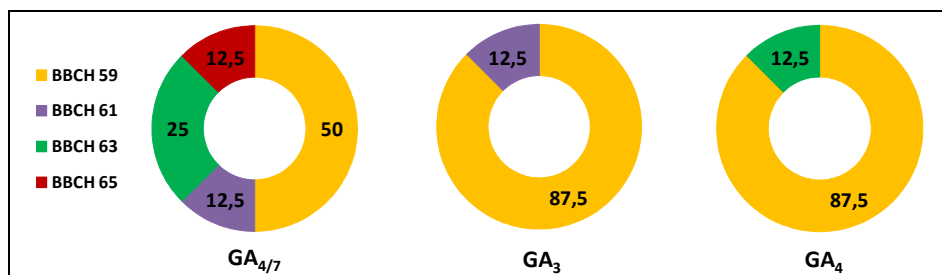


Abb. 22: Erreichte BBCH-Stadien (%) bei Sonnenblume 37 Tage nach später Blattapplikation zum BBCH 33 (3 gestreckte Internodien) mit GA_{4/7}, GA₃ bzw. GA₄ (jeweils 10⁻⁴ mol/l)

In Bezug auf das Längenwachstum in Abhängigkeit vom Applikationszeitpunkt zeigten die Gibberelline ein sehr unterschiedliches Bild. Alle getesteten Gibberelline bewirkten bei früher Applikation im Vergleich zur Kontrolle eine signifikante, gleichstarke Längenzuwachssteigerung bis zum Blühbeginn (Abb. 23). Dagegen traten bei der späten Applikation im Vergleich zur Kontrolle keine signifikanten Unterschiede im Längenzuwachs bis zum Blühbeginn auf (Abb. 24); lediglich die GA_{4/7}-Variante wies im Vergleich zur GA₅-Variante einen signifikant stärkeren Längenzuwachs auf. Als negativen Begleiteffekt der späten Applikationen von GA_{4/7} und GA₃ wiesen die Pflanzen kleinere Körbe auf als bei der frühen Gibberellinapplikation.

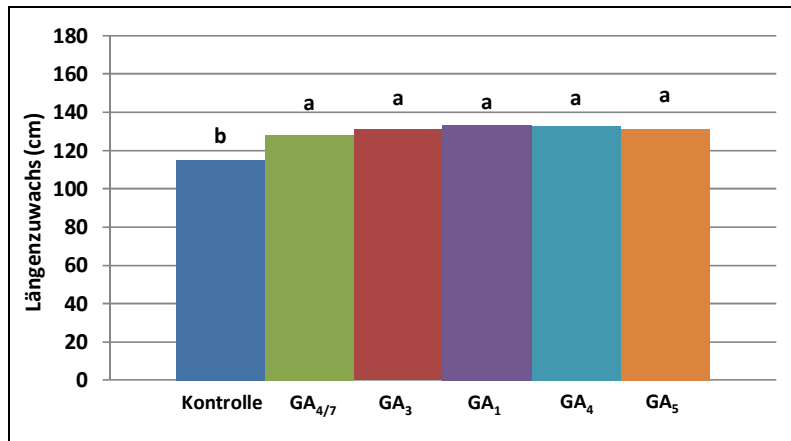


Abb. 23: Längenzuwachs bei Sonnenblume 62 Tage nach früher Blattapplikation zum BBCH 12 (2-Blatt-Stadium) mit GA_{4/7}, GA₃ bzw. GA₄ (jeweils 10⁻⁴ mol/l) (Tukey-Test p ≤ 0,05)

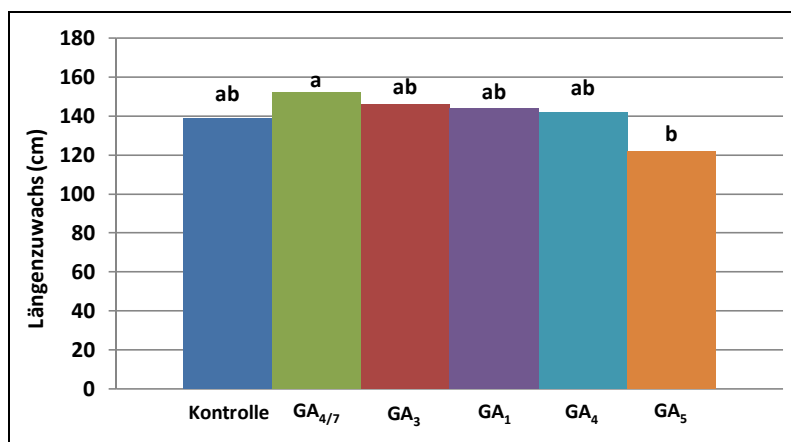


Abb. 24: Längenzuwachs bei Sonnenblume 37 Tage nach später Blattapplikation zum BBCH 33 (3 gestreckte Internodien) mit GA_{4/7}, GA₃ bzw. GA₄ (jeweils 10⁻⁴ mol/l) (Tukey-Test p ≤ 0,05)

Zusammenfassend lassen sich folgende Ergebnisse festhalten:

- Eine Blattapplikation bewirkte eine stärkere Steigerung des Längenwachstums sowie eine schnellere Blütenentwicklung als die zwei Wurzelapplikationsarten (Gießapplikation, AHL-Bodeninjektion). Die AHL-Bodeninjektionen mit GA₃ und GA_{4/7} (50 sowie 200 ppm) führten sogar zu verminderten Wuchslängen.
- Im Falle der 50 ppm-Blattapplikation von GA_{4/7} wurde das Längenwachstum und die Blütenentwicklung stärker gefördert als durch GA₃, dagegen unterschieden sich GA_{4/7} und GA₃ bei der Wurzelapplikation durch Gießen (10⁻⁴ mol/l in 100 ml) nicht in ihrer Wirkungsprägung bezüglich dieser Parameter.
- Die Wirkintensität der geprüften Gibberelline hinsichtlich einer Blühverfrühung sinkt in der Reihenfolge GA_{4/7} > GA₃ = GA₄ > GA₁ = GA₅.
- Zur Blühverfrühung ist eine frühe Gibberellinapplikation zum BBCH 12 (2-Blatt-Stadium) wirksamer, bewirkt aber gleichzeitig auch einen stärkeren

Längenzuwachs als eine späte Applikation zum BBCH 33 (3 gestreckte Internodien).

3.1.2 Mais

Applikationsart

Verglichen wurde eine Blattapplikation (siehe 2.3.1) mit einer Wurzelapplikation in Form einer AHL-Bodeninjektion (siehe 2.3.2) unter Nutzung der kommerziell verfügbaren Gibberelline GA₃ und GA_{4/7} in einer Konzentration von 50 ppm (entspricht $1,3 \times 10^{-4}$ mol/l GA₃ bzw. $1,5 \times 10^{-4}$ mol/l GA_{4/7}). Die Anwendung fand an Maispflanzen (Sorte 'PR39G12') zum BBCH 16 (6-Blatt-Stadium) statt.

Bei der Blattapplikation unterschieden sich beide Gibberellinarten im Wirkungseintritt, so dass die Wirkung von GA_{4/7} innerhalb von drei Tagen und von GA₃ etwas später zwischen dem dritten und siebten Tag einsetzte, jedoch war die Wirkungsdauer von drei bis sieben Tagen gleichwertig (siehe Anhang, Tab. 24). Die Förderung des Längenwachstums bei Mais unterschied sich nicht für die beiden Gibberellinarten und war nur temporär mit ca. 4 cm 11 Tage nach Applikation zu beobachten und zum Versuchsende war kein Unterschied im Längenzuwachs im Vergleich zur Kontrolle mehr ersichtlich (Abb. 25).

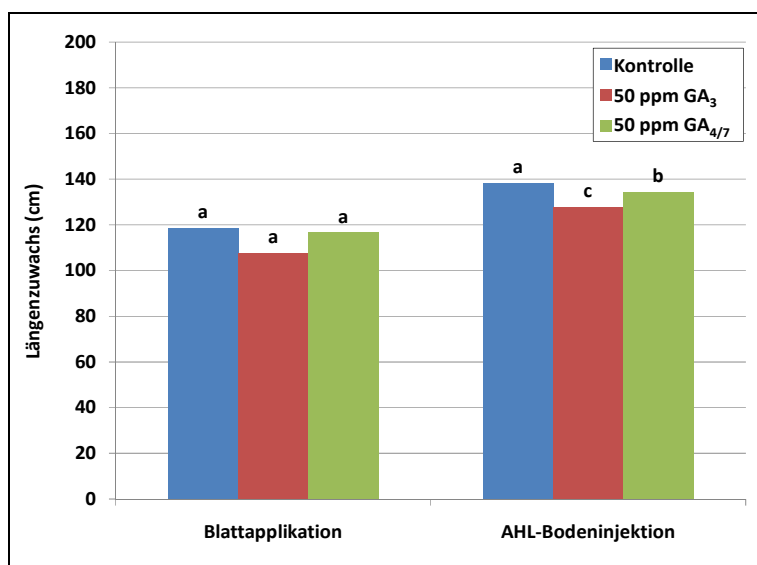


Abb. 25: Längenzuwachs bei Mais (Sorte 'PR39G12') 37 Tage nach Blattapplikation bzw. AHL-Bodeninjektion mit je 50 ppm GA₃ bzw. GA_{4/7} zum BBCH 16 (6-Blatt-Stadium) (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Applikationsart; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen); AHL: Ammonium-Harnstoff-Lösung

Die Wurzelapplikation als AHL-Bodeninjektion mit 50 ppm GA₃ bzw. GA_{4/7} führte bei Mais zu einem signifikant verminderten Längenwachstum, der bei der GA₃-Variante stärker ausgeprägt war als bei der GA_{4/7}-Variante (Abb. 25). Die Wachstumshemmung

war unabhängig von der Gibberellinart nur zwischen dem dritten und siebten Tag zu beobachten. Nachgelagert zeigte ausschließlich die GA₃-Variante zwischen dem 9. und 11. Tag nach Applikation ein um 2 cm stärkeres Wachstum (siehe Anhang, Tab. 16).

Gibberellinkonzentration

Bei der Applikation in Form einer AHL-Bodeninjektion wurden an Mais (Sorte 'PR39G12') zum BBCH 16 (6-Blatt-Stadium) drei Konzentrationen von GA₃ und GA_{4/7} (50, 100 und 200 ppm; entspricht für GA₃: 1,3, 2,6 und 5,2 × 10⁻⁴ mol/l, für GA_{4/7}: 1,5, 3 und 6 × 10⁻⁴ mol/l) verglichen.

Die AHL-Bodeninjektion mit den niedrigsten GA-Konzentrationen führte unabhängig von der Gibberellinart zu einem signifikant verminderten Längenwachstum (Abb. 25). Die beiden hohen GA₃-Konzentrationen bewirkten bis zum Versuchsende (Tag 37 nach Applikation) eine um 5 bis 7,5 cm gesteigerte Wuchslänge (Abb. 26). Während sich die Wirkung durch 200 ppm GA₃ schon in den ersten drei Tagen und erneut in der vierten Woche nach Applikation zeigte, trat die Hauptwirkung von 100 ppm GA₃ in der zweiten Woche nach Applikation auf (siehe Anhang, Tab. 25).

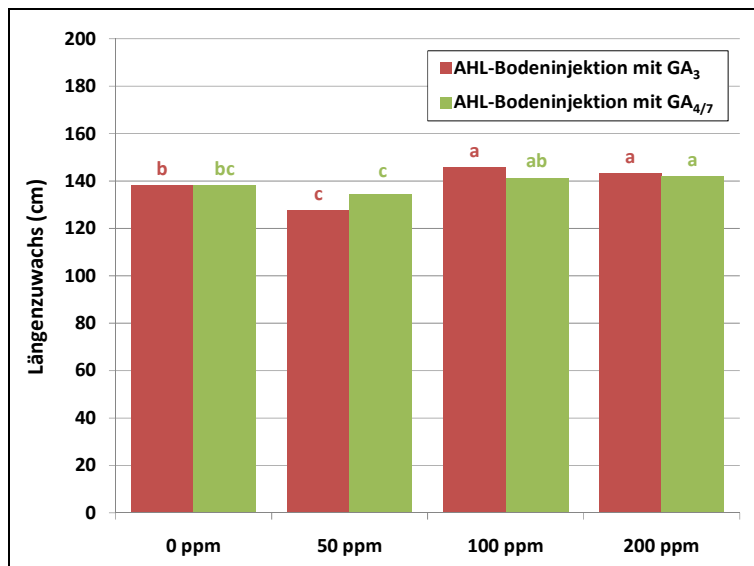


Abb. 26: Längenzuwachs bei Mais (Sorte 'PR39G12') 37 Tage nach AHL-Bodeninjektion mit GA₃ bzw. GA_{4/7} in unterschiedlichen Konzentrationen zum BBCH 16 (6-Blatt-Stadium) (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Gibberellinart; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen); AHL: Ammonium-Harnstoff-Lösung

Mit GA_{4/7} konnte bei Mais nur mit der höchsten Konzentration von 200 ppm eine signifikante Erhöhung des Längenwachstums von ca. 4 cm erreicht werden, dagegen führte die 100 ppm-Variante zu keiner signifikanten Veränderung (Abb. 26). Da diese Steigerung des Längenzuwachses sukzessive in kleinen Schritten über die Zeit erfolgte,

ist kein Wirkungseintritt sowie keine Wirkungsdauer feststellbar gewesen (siehe Anhang, Tab. 25).

Applikationszeitpunkt

Die Maissorte ‘PR39G12’ wurde in Gefäßen im Freiland zum BBCH 16 (6-Blatt-Stadium) und die Maissorte ‘Atletico’ zum BBCH 18/32 (8-Blatt-Stadium mit zwei Knoten) mit jeweils 50 ppm GA₃ bzw. GA_{4/7} (entspricht $1,3 \times 10^{-4}$ mol/l GA₃ bzw. $1,5 \times 10^{-4}$ mol/l GA_{4/7}) behandelt.

Die zu einem früheren Entwicklungsstadium behandelte Maissorte ‘PR39G12’ zeigte für GA_{4/7} mit drei Tagen einen schnelleren Wirkungseintritt als für GA₃ mit vier bis sieben Tagen. Die Wirkungsdauer für GA₃ und GA_{4/7} beschränkte sich hingegen gleichermaßen auf drei bis sieben Tage (siehe Anhang, Tab. 26). Beide Gibberellinarten bewirkten lediglich eine temporäre Steigerung im Längenzuwachs von etwa 4 cm am siebten Tag nach Applikation.

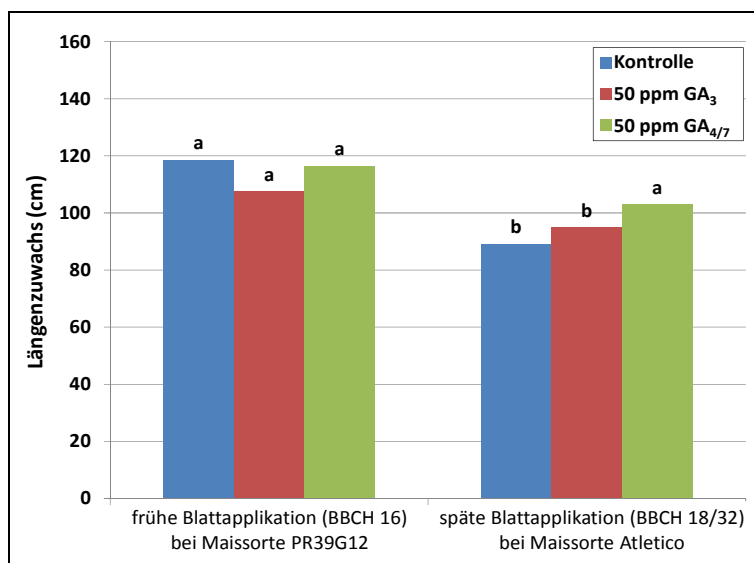


Abb. 27: Längenzuwachs bei Mais (Sorte ‘PR39G12’) 37 nach früher Blattapplikation (zum BBCH 16; 6-Blatt-Stadium) und bei Mais (Sorte ‘Atletico’) 28 Tage nach später Blattapplikation (zum BBCH 18/32; 8-Blatt-Stadium mit 2 Knoten) mit 50 ppm GA₃ bzw. GA_{4/7} (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für den jeweiligen Applikationszeitpunkt; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)

Die später behandelte Maissorte ‘Atletico’ zeigte für beide Gibberellinarten einen gleich schnellen Wirkungseintritt innerhalb von drei Tagen und eine unterschiedliche Wirkungsdauer von drei (GA₃) bzw. sieben Tagen (GA_{4/7}) (siehe Anhang, Tab. 26). Während GA₃ wie bei der früheren Applikation keine dauerhaft signifikante Längenzuwachssteigerung bewirken konnte, blieb die durch GA_{4/7} erzielte

Längenzuwachssteigerung (13,8 cm) bis zum Versuchsende (Beginn Rispschieben, 28 Tage nach der Applikation) signifikant gegenüber der Kontrolle bestehen (Abb. 27).

Formulierung/Netzmitteleinsatz

Für diese Untersuchungen wurden ausschließlich Gefäßversuche mit der Maissorte 'Atletico' genutzt. Im ersten Versuch wurden die Gibberelline zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) im Freiland appliziert. Dabei wurde zunächst die Wirksamkeit des Netzmittels "Break-Thru" (BASF GmbH; 0,02%) in einer wässrigen Lösung im Vergleich zur Blattdüngelösung mit einem Tensid (siehe 2.3.1) unter Einsatz des kommerziell erhältlichen GA₃ sowie der isolierten Gibberelline GA₄ und GA₇ (je 10⁻⁴ mol/l) getestet.

Grundsätzlich war bei der Verwendung der Blattdüngelösung mit Tensid im Vergleich zur wässrigen Lösung mit dem Netzmittel Break-Thru für die Gibberelline GA₃ und GA₇ eine signifikant stärkere Wirkung erkennbar, während für GA₄ keine Unterschiede in der Wirkungsintensität festgestellt wurden. So ergaben sich durch den Zusatz der Blattdüngelösung mit Tensid zeitweilig im Vergleich zur Kontrolle und den Gibberellinvarianten mit Break-Thru signifikant höhere Längenzuwächse von fast 6 cm (mit GA₃ bis 16 Tage nach Applikation) bzw. 11 cm (mit GA₇ bis 25 Tage nach Applikation). Alle Gibberellinvarianten mit Break-Thru zeigten hingegen im Vergleich zur Kontrolle nur tendenzielle Steigerungen im Längenzuwachs auf (siehe Anhang, Tab. 27). Grundsätzlich waren die beobachteten zusätzlichen Steigerungen im Längenwachstum nur temporär. Während der Wirkungseintritt von GA₃ und GA₄ in Verbindung mit der Blattdüngelösung mit Tensid innerhalb der ersten drei Tage erfolgte und von GA₇ etwas später zwischen dem 3. und 7. Tag, konnte in Verbindung mit Break-Thru für keines der Gibberelline ein Wirkungseintritt festgemacht werden (siehe Anhang, Tab. 28).

Ein zweiter Versuch wurde im Gewächshaus zu einem späteren Entwicklungsstadium mit Maispflanzen zum BBCH 18/32 (8-Blatt-Stadium und zwei Knoten) durchgeführt. Dabei wurden zwei Netzmittel der Firma Proagro GmbH („Proagro-Netzmittel“, 0,06% und „ProNet-Alfa“, 0,1%) und „Break-Thru“ (BASF GmbH, 0,02%) mit der Blattdüngelösung unter Nutzung des isolierten Gibberellins GA₄ (10⁻⁴ mol/l) verglichen. Die Konzentrationen der Netzmittel wurden in Anlehnung an die Herstellervorgaben gewählt.

Hierbei zeigten sich zwischen den Varianten nur geringe Unterschiede im Wirkungseintritt. Dieser erfolgte bei „ProNet-Alfa“ und bei „Break-Thru“ und bei der

Blattdüngelösung zwischen dem zweiten und dritten Tag, bei „Proagro-Netzmittel“ ein Tag später (siehe Anhang, Tab. 30). Die Wirkungsintensität war bei der Blattdüngelösung etwas stärker, so dass nur bei der Blattdüngelösung war der bewirkte Längenzuwachs zum Versuchsende (15 Tage nach Applikation) gegenüber der Kontrolle noch signifikant höher war (siehe Anhang, Tab. 30). Die Wirkungsintensität bei den anderen beiden Netzmitteln war gleichermaßen schwächer ausgeprägt. Bezüglich der Wirkungs-dauer gab es nur geringe Unterschiede. Lediglich mit der Blattdüngelösung war die Gibberellinwirkung ein bis zwei Tage länger als mit den anderen Netzmitteln (siehe Anhang, Tab. 30).

Zusammenfassend lassen sich folgende Ergebnisse festhalten:

- Eine Blattapplikation von 50 ppm GA₃ bzw. GA_{4/7} steigerte das Längenwachstum temporär stärker als die Wurzelapplikation in Form einer AHL-Bodeninjektion, welche sogar zu verminderten Wuchslängen führte.
- Die AHL-Bodeninjektion mit den höheren Konzentrationen von 100 und 200 ppm GA₃ sowie 200 ppm GA_{4/7} induzierten im Gegensatz zur 50 ppm-Variante eine Steigerung der Wuchslänge.
- Während 50 ppm GA₃ bzw. GA_{4/7} früh über Blatt appliziert (BBCH 16; 6-Blatt-Stadium) bei der Maissorte ‘PR39G12’ nur einen temporären Längenzuwachs bewirkten, konnte spät über Blatt appliziert (BBCH 18/32; 8-Blatt-Stadium mit 2 Knoten) bei der Maissorte ‘Atletico’ durch GA₃ ebenfalls nur eine temporär, jedoch durch GA_{4/7} eine längerfristig gesteigerte Wuchslänge erzielt werden.
- Bei der Blattapplikation von GA₃, GA₄ und GA₇ in einer Blattdüngungslösung, bestehend aus 1 g/l Ammoniumsulfat, 1 g/l Zitronensäure sowie 0,05% eines haushaltsüblichen Tensids, war die Wirkungsintensität der getesteten Gibberelline stärker als in einer wässrigen Lösung mit den geprüften Netzmitteln („Proagro-Netzmittel“, „ProNet-Alfa“ und „Break-Thru“).

3.1.3 Chinaschilf

Gibberellinkonzentrationen

Die Gibberellinpräparate GA₃ und GA_{4/7} wurden in den Konzentrationen 25, 50, 75 und 100 ppm (entspricht für GA₃: 1,3, 2,6 und 5,2 × 10⁻⁴ mol/l, für GA_{4/7}: 1,5, 3 und 6 × 10⁻⁴ mol/l) als Blattapplikation an Chinaschilf getestet. Bonitiert wurde jeweils der Wuchslängenzuwachs.

Bei Chinaschilf führten alle Konzentrationsvarianten beider applizierten Gibberellinarten, mit Ausnahme der Variante 25 ppm GA₃, zu signifikant gesteigerten Wuchslängen der selektierten „langen“ Triebe (Tab. 8). Ausschließlich die drei hohen GA_{4/7}-Konzentrationen (50, 75 und 100 ppm) wiesen zum letzten Boniturtermin (41 Tage nach Applikation) noch um 18 bis 22 cm signifikant gesteigerte Triebhöhen im Vergleich zur Kontrolle auf (Tab. 8). Bei allen anderen Behandlungsvarianten waren die Wachstumssteigerungen lediglich temporär.

Tab. 8: Längenzuwachs (cm) selektierter „langer“ Chinaschilftriebe zum jeweiligen Boniturtermin nach Blattapplikation mit GA₃ bzw. GA_{4/7} (jeweils 0, 25, 50, 75, 100 ppm) (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Gibberellinart, n = 3 mit jeweils 3 Trieben)

Variante	0 ppm	25 ppm	50 ppm	75 ppm	100 ppm
Tag 5					
GA ₃	4,05 b	5,93 ab	8,47 a	9,16 a	9,20 a
GA _{4/7}	4,05 b	8,61 a	8,97 a	9,07 a	9,44 a
Tag 7					
GA ₃	4,58 c	6,95 bc	10,75 ab	10,14 a	10,54 a
GA _{4/7}	4,58 b	10,60 a	11,37 a	11,27 a	12,20 a
Tag 9					
GA ₃	6,81 b	9,00 ab	14,28 a	14,62 a	13,95 a
GA _{4/7}	6,81 b	18,53 a	23,02 a	23,83 a	24,64 a
Tag 13					
GA ₃	10,20 c	12,26 bc	17,43 ab	18,22 ab	19,92 a
GA _{4/7}	10,20 c	25,89 b	36,43 a	38,92 a	42,50 a
Tag 20					
GA ₃	15,53 b	17,55 ab	21,95 ab	22,15 ab	23,54 a
GA _{4/7}	15,53 c	29,39 b	42,38 a	47,06 a	49,59 a
Tag 27					
GA ₃	20,22 a	21,56 a	26,22 a	25,79 a	28,03 a
GA _{4/7}	20,22 b	31,19 b	43,56 a	48,03 a	50,70 a
Tag 41					
GA ₃	29,90 a	30,06 a	35,89 a	34,53 a	36,54 a
GA _{4/7}	29,90 b	38,34 ab	48,76 a	50,48 a	52,57 a

Auffällig war die deutlich stärkere signifikante Wachstumssteigerung durch GA_{4/7} als durch GA₃ in der zweiten und dritten Woche nach der Applikation (7 Tage bis 20 Tage nach Applikation), wie in Tabelle 8 zu sehen. Dabei unterschieden sich jedoch die drei hohen Konzentrationen von GA_{4/7} nicht signifikant in ihrer Wirkungsintensität.

Der Beginn der Gibberellinwirkung war von der Gibberellinart und den geprüften Konzentrationen unabhängig, während die Wirkung – unabhängig von der Konzentration – bei GA₃ nur bis zum 7. Tag, bei GA_{4/7} jedoch bis zum 13. Tag nach Applikation anhielt (Tab. 8). Die selektierten und beobachteten kurzen Chinaschilftriebe wurden durch Applikationen mit GA₃ unabhängig von den eingesetzten Konzentrationen nicht im

Wachstum beeinflusst, während mit GA_{4/7} in den höheren Konzentrationen von 75 und 100 ppm eine drei Wochen anhaltende Längenzuwachssteigerung von etwa 14 cm induziert wurde (siehe Anhang, Tab. 31). Als unerwünschter Nebeneffekt traten bei GA_{4/7} ab einer Konzentration von 50 ppm „geknickte Triebe“ auf (Abb. 28).



Abb. 28: „Knicktriebe“ bei Chinaschilf nach Blattapplikation mit GA_{4/7} ≥ 50 ppm

Zusammenfassend lässt sich folgendes festhalten:

- Unabhängig von der Gibberellinart und -konzentration trat die Gibberellinwirkung immer nach fünf Tagen ein.
- Die Wirkungsintensität und -dauer von GA_{4/7} übertraf die von GA₃.
- Im Konzentrationsbereich von 50 – 100 ppm unterschied sich die Wirkung auf den Längenzuwachs innerhalb des jeweiligen Gibberellins nicht signifikant.
- Bei GA_{4/7} traten ab einer Konzentration von 50 ppm als unerwünschter Nebeneffekt „geknickte Triebe“ auf.

Aus allen Ergebnissen dieses Kapitels wurden für die anschließenden Feldversuche folgende Schlüsse gezogen:

- Die Gibberelline werden als Zusatz zu einer wässrigen Blattdüngelösung (1 g/l Ammoniumsulfat, 1 g/l Zitronensäure) mit 0,05% eines haushaltsüblichen Tensids angewandt.
- Für die Maisversuche wird die Sorte ‘Atletico’ genutzt.
- Die Gibberellinkonzentration wurde aufgrund möglicher negativer Auswirkungen (kleinere Körbe bei Sonnenblume, „Knicktriebe“ bei Chinaschilf) auf 5×10^{-5} mol/l festgelegt.

- Für das Ziel einer Blühverfrühung ohne übermäßige Längenwachstumssteigerung bei der Sonnenblume wurden Applikationszeitpunkte um die Knospenentwicklung herum (BBCH 51; Sternstadium bzw. BBCH 33; eine Woche vor Sternstadium) gewählt.
- Für das Ziel einer Inhaltsstoff- und/oder Kornertragssteigerung ohne übermäßige Beeinflussung der Triebbildung und des Längenwachstums bei den Kulturarten Sonnenblume, Raps und Winterweizen wurden späte Applikationszeitpunkte (zu Blühbeginn und/oder nach Bestockung) gewählt.
- Für das Ziel der Gesamtpflanzenbiomassesteigerung bei Mais wurde der Applikationszeitpunkt auf das 8-Blatt-Stadium (BBCH 18) festgelegt und für China-schilf – aufgrund der überwiegend temporären Wuchslängenförderung der Gibberelline – eine Mehrfachapplikation gewählt, um einen dauerhaften Gesamtpflanzenbiomassezuwachs zu induzieren.

3.2. Wirkung physiologisch aktiver Gibberelline auf ausgewählte Kulturpflanzen

Wie einleitend erwähnt lag das Hauptaugenmerk dieser Arbeit darauf, an ausgewählten potentiellen Energiepflanzen zu prüfen, ob mit Hilfe von Gibberellinen eine Steigerung des Kornertrags/der Gesamtpflanzenbiomasse, der energierelevanten Inhaltsstoffe oder eine Blüh-/Abreifeverfrühung und folglich eine Ertragssteigerung oder zumindest -stabilisierung erzielt werden kann (siehe 1.5.). Dabei war vor allem die Gegenüberstellung des schneller abbaubaren und damit als kurzzeitig wirkend eingestuften GA₄ und des schlechter abbaubaren und dadurch als langfristig wirkend eingestuften GA₇ von Interesse (siehe 1.2.).

3.2.1 Auswirkungen auf den Kornertrag und den Kornertrag beeinflussende Parameter (Raps, Winterweizen, Sonnenblume)

In einem zweijährigen Feldversuch mit Raps, Winterweizen und Sonnenblume wurde geprüft, ob der Kornertrag durch eine Gibberellinbehandlung gesteigert werden kann. Daher wurden relativ späte Applikationstermine gewählt. Die GA-Anwendung erfolgte bei Raps zu Blühbeginn (BBCH 60), bei Winterweizen nach Bestockung (BBCH 30; Beginn des Schossens) bzw. zu Blühbeginn (BBCH 61) und bei der Sonnenblume zum Sternstadium (BBCH 51) bzw. zu Blühbeginn (BBCH 61) (2010) oder eine Woche vor dem Sternstadium (BBCH 33; drei gestreckte Internodien) bzw. zum Sternstadium

(BBCH 51) (2011). Während bei Winterweizen und Sonnenblume die Gibberelline GA₄ und GA₇ zum Einsatz kamen, wurden bei Raps noch zusätzlich die Gibberellinpräparate GA₃ und GA_{4/7} geprüft. Die Gibberellinkonzentration betrug stets 5×10^{-5} mol/l.

Neben dem Kornertrag wurden zusätzlich verschiedene, den Kornertrag beeinflussende Parameter wie das Tausendkorngewicht aller Kulturarten aufgenommen. Zudem wurde bei Raps (anhand von 10 bzw. 20 Pflanzen pro Parzelle) die Anzahl der Triebe 2. und 3. Ordnung pro Pflanze sowie die Schotenfüllung der Triebe 3. Ordnung (2010) bzw. der 2. und 3. Ordnung inklusive der Schotenanzahl sowie Schoten- und Korngewicht der Triebe 1., 2. und 3. Ordnung (2011) bonitiert. Weiterhin wurde bei Winterweizen anhand einer m²-Ernte/Parzelle das Korn-/Strohverhältnis sowie bei Sonnenblume der Korbdurchmesser von 20 Pflanzen pro Parzelle ermittelt.

Die Kornerträge sowie die den Kornertrag beeinflussenden Parameter von Winter- bzw. Sommerraps sowie Winterweizen und Sonnenblume wurden durch die gewählten Gibberellinbehandlungen und Applikationstermine nicht beeinflusst (siehe Anhang,

Tab. 32, Tab. 35, Tab. 38, Tab. 39). Das Tausendkorngewicht als einer der Ertragsparameter wurde lediglich im Jahr 2010 bei Winterraps durch GA₇-Applikation verändert (Tab. 9). Die Daten zum TKG von Sommerraps im Jahr 2010 sind im Anhang (Tab. 37) zu finden.

Tab. 9: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₃, GA₄, GA_{4/7} bzw. GA₇ auf das Tausendkorngewicht von Winterraps nach im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, n = 5)

Variante	TKG (g)
Kontrolle (K2)	4.30 b
GA ₃	4.21 b
GA ₄	4.26 b
GA _{4/7}	4.36 ab
GA ₇	4.52 a

Zusammenfassend lässt sich festhalten:

- Der Ertragsparameter Tausendkorngewicht wurde nur bei Winterraps (2010) durch GA₇-Applikation zu Blühbeginn erhöht.
- Weder Kornertrag noch alle zusätzlich aufgenommenen, den Kornertrag beeinflussenden Parameter von Raps (Verzweigungsgrad, Schotenanzahl und -gewicht), Winterweizen (Stroh-/Kornverhältnis) und Sonnenblume (Korbdurchmesser) wurden durch die Gibberellinapplikationen beeinflusst.

3.2.2 Auswirkung auf den Blühzeitpunkt und die Abreifedauer (Sonnenblume)

Dieser Aspekt interessierte besonders bei der Sonnenblume, um einem Pilzbefall bei Abreife – verursacht durch die feuchte Witterung im Herbst – zu vermeiden und somit die Ertragsstabilität dieser Kulturart auf Grenzstandorten wie Braunschweig zu gewährleisten. Im ersten Versuchsjahr (2010) konnte durch GA₇-Applikation zum Sternstadium (BBCH 51) ein signifikant früherer Blühbeginn bewirkt werden (Abb. 29). Dieser Effekt konnte im zweiten Versuchsjahr (2011) bei der GA₇-Applikation eine Woche vor dem Sternstadium (BBCH 33, drei gestreckte Internodien) ebenfalls beobachtet werden. Allerdings ging diese Blühverfrühung nur im Jahr 2010 auch mit einer signifikant beschleunigten Abreife einher (Abb. 30). Die Daten zur Reifegradentwicklung 2011 befinden sich im Anhang (Tab. 33).

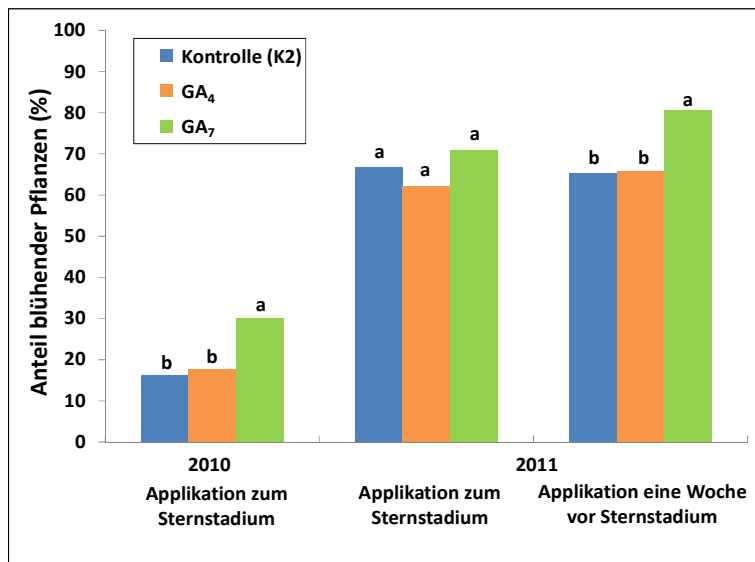


Abb. 29: Prozentualer Anteil blühender Sonnenblumen nach Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ in den Jahren 2010 und 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Versuchsjahr und den jeweiligen Applikationstermin, $n = 4$)

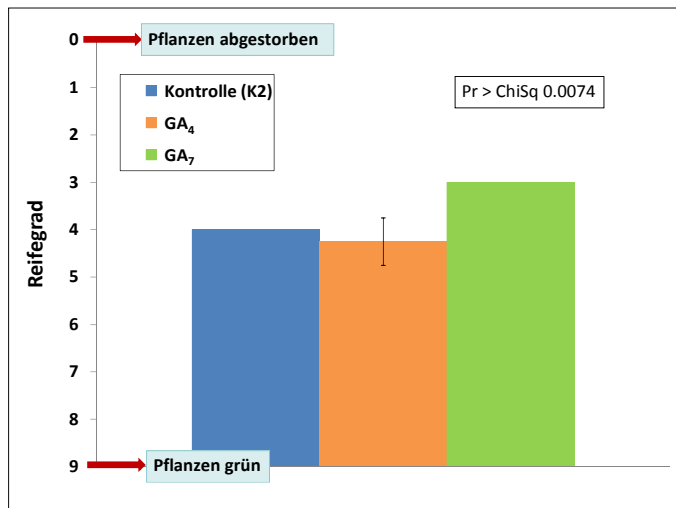


Abb. 30: Reifegrad der Sonnenblumen zur Ernte nach Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ im Jahr 2010 (Kruskal-Wallis-H-Test $p \leq 0,05$, $n = 4$)

Tab. 10: Paarweise Testung auf Unterschiede im Reifegrad der Sonnenblumen nach Gibberellinapplikation im Jahr 2010 (Wilcoxon-Mann-Whitney Zwei-Stichprobentest $p \leq 0,05$, $n = 4$)

t-Approximation	Vergleich von Kontrolle (K2) mit GA ₇	Vergleich von GA ₇ mit GA ₄	Vergleich von Kontrolle (K2) mit GA ₄
Einseitige Pr > Z	0.0211	0.0247	0.2388
Zweiseitige Pr > Z	0.0422	0.0495	0.4777

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass eine Blühverfrühung bei Sonnenblume in zwei Versuchsjahren (2010, 2011) nur durch GA₇-Applikation erreicht werden konnte und lediglich im ersten Jahr (2010) auch zu einer schnelleren Abreife führte.

3.2.3 Auswirkungen auf die energierelevanten Inhaltsstoffgehalte (Raps, Winterweizen, Sonnenblume, Mais)

Zur Untersuchung der möglichen Beeinflussung energierelevanter Inhaltsstoffe durch eine GA-Applikation wurde ein zweijähriger Feldversuch mit den Kulturarten Raps, Winterweizen, Sonnenblume und Mais angelegt. Die GA-Anwendung erfolgte vorwiegend kurz vor der Blüte, da zu diesem Zeitpunkt die Wahrscheinlichkeit der Beeinflussung der Inhaltsstoffbildung in den Samen am höchsten erschien. Bei Raps wurden daher GA₄, GA₇, GA₃ bzw. GA_{4/7} zu Blühbeginn (BBCH 60) angewendet. Bei Winterweizen wurden GA₄ bzw. GA₇ nach der Bestockung (BBCH 30) bzw. zu Blühbeginn (BBCH 61) und beim Mais zum 8-Blatt-Stadium mit einem Knoten (BBCH 18/31) appliziert. Bei der Sonnenblume wurden zwei Applikationstermine von GA₄ bzw. GA₇ innerhalb eines Versuchsjahres verglichen, 2010 einerseits zum Sternstadium (BBCH 51) und zu Blühbeginn (BBCH 61) und 2011 andererseits eine Woche vor dem Sternstadium (BBCH 33; 3 gestreckte Internodien) und zum Sternstadium (BBCH 51). Nach der

Ernte wurde bei allen Kulturarten der Rohproteingehalt ermittelt; zusätzlich wurden bei Raps sowie Sonnenblume die Fettsäure- und Gesamtfettgehalte, bei Winterweizen der Stärkegehalt sowie bei Mais der Rohfasergehalt, ELOS, EULOS und der Stärkegehalt analysiert.

Bei Raps, Winterweizen und Mais hatten die unterschiedlichen Gibberellinapplikationen keine Veränderung der untersuchten Inhaltsstoffgehalte zur Folge (siehe Anhang, Tab. 35, Tab. 40, Tab. 42). Lediglich bei der Sonnenblume konnte ein Einfluss einer GA₄- und GA₇-Behandlung auf Gesamtfett-, Rohprotein- und Fettsäuregehalte festgestellt werden. Diese Veränderungen unterschieden sich allerdings in Abhängigkeit von Gibberellinart, Versuchsjahr und Applikationszeitpunkt (Tab. 11, Tab. 12).

Tab. 11: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ auf Gesamtfett- und Rohproteingehalt von Sonnenblumenkörnern in den Jahren 2010 und 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und den jeweiligen Applikationstermin, n = 4); WW: Wechselwirkung, n. s.: nicht signifikant

Erwünschter Applikationstermin, n = 4; WW: Wechselwirkung, n. s.: nicht signifikant				
	2010		2011	
Variante	Applikation zum Sternstadium	Applikation zu Blühbeginn	Applikation eine Woche vor dem Sternstadium	Applikation zum Sternstadium
Gesamtfettgehalt (%)				
Kontrolle (K2)	49,07 b	51,21 a	51,26 ab	50,91 a
GA ₄	49,92 a	49,55 b	51,78 a	51,31 a
GA ₇	50,20 a	51,49 a	50,15 b	49,89 b
Behandlungsvariante: p = 0,0003; Applikationstermin: p < 0,0001 ; WW: p < 0,0001			Behandlungsvariante: p = 0,0001; Applikationstermin: n. s. ; WW: n. s.	
Rohproteingehalt (%)				
Kontrolle (K2)	15,08 a	14,87 a	13,86 b	14,13 ab
GA ₄	14,31 a	14,08 b	14,02 b	13,72 b
GA ₇	14,44 a	14,12 b	14,48 a	14,58 a
Behandlungsvariante: p = 0,0007; Applikationstermin: n. s. ; WW: n. s.			Behandlungsvariante: p = 0,0027; Applikationstermin: n. s. ; WW: n. s.	

Bei der frühen Applikation zum Sternstadium 2010 zeigte sich sowohl mit GA₄ als auch mit GA₇ bei der Sonnenblume eine signifikante Erhöhung des Gesamtfettgehaltes bei unverändertem Rohproteingehalt. Bei der späteren Applikation zu Blühbeginn kam es zur Reduzierung des Gesamtfettgehaltes durch GA₄ und des Rohproteingehaltes durch GA₄ sowie GA₇. Im Gegensatz zu 2010 führte die GA₇-Applikation zum Sternstadium im zweiten Jahr (2011) zur signifikanten Verringerung des Gesamtfettgehaltes bei gleichzeitiger tendenzieller Verringerung des Rohproteingehaltes. Dagegen hatte die frühere GA₇-Applikation (eine Woche vor dem Sternstadium) eine gegensätzliche

Wirkung mit signifikanter Erhöhung des Rohproteingehaltes und tendenziell verringertem Gesamtfettgehalt. Eine Wechselwirkung von Gibberellinart und Applikationszeitpunkt konnte lediglich 2010 bezüglich des Gesamtfettgehaltes festgestellt werden (siehe Tab. 11; WW: $p < 0,0001$).

Die Gehalte der wichtigsten Fettsäuren (Linol-, Öl-, Palmitin- und Stearinsäure) wurden lediglich im Jahr 2011 und ausschließlich durch die Applikation mit GA₇ signifikant verändert (Tab. 12, Daten für 2010 sind im Anhang). So wurde unabhängig vom Applikationstermin der Anteil an Linolsäure verringert, während der Stearin- und Ölsäuregehalt angestiegen war. Der Anteil an Palmitinsäure wurde ausschließlich durch die Applikation zum Sternstadium verringert. Für die Intensität der Einflussnahme auf den Stearinsäuregehalt konnte eine Abhängigkeit vom Applikationszeitpunkt (siehe Tab. 12; $p = 0,0130$) ermittelt werden. Eine Wechselwirkung von Applikationstermin und Behandlungsvariante konnte nur für die Beeinflussung des Linolsäuregehaltes (Tab. 12; WW: $p = 0,0022$) sowie Ölsäuregehaltes (Tab. 12; WW: $p = 0,0001$) nachgewiesen werden.

Tab. 12: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ auf die Gehalte an Linol-, Öl-, Palmitin- und Stearinsäure in Sonnenblumenkörnern im Jahr 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für den jeweiligen Applikationstermin, $n = 4$); WW: Wechselwirkung, n. s.: nicht signifikant

Variante	Applikation eine Woche vor Sternstadium	Applikation zum Sternstadium
Linolsäure (%)		
Kontrolle (K2)	74,96 a	74,99 a
GA ₄	75,09 a	74,77 a
GA ₇	74,13 b	73,09 b
Behandlungsvariante: $p < 0,0001$; Applikationstermin: $p = 0,0006$; WW: $p = 0,0022$		
Ölsäure (%)		
Kontrolle (K2)	14,65 b	14,60 b
GA ₄	14,53 b	14,77 b
GA ₇	15,24 a	16,09 a
Behandlungsvariante: $p < 0,0001$; Applikationstermin: $p < 0,0001$; WW: $p = 0,0001$		
Palmitinsäure (%)		
Kontrolle (K2)	5,76 ab	5,78 a
GA ₄	5,77 a	5,75 a
GA ₇	5,67 b	5,55 b
Behandlungsvariante: $p = 0,0001$; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.		
Stearinsäure (%)		
Kontrolle (K2)	3,46 b	3,49 b
GA ₄	3,46 b	3,56 b
GA ₇	3,74 a	4,01 a
Behandlungsvariante: $p < 0,0001$; Applikationstermin: $p = 0,0130$; WW: n. s.		

Zusammenfassend lässt sich festhalten:

- Bei Raps, Winterweizen und Mais hatten die unterschiedlichen Gibberellinapplikationen keine Veränderung der untersuchten Inhaltsstoffgehalte zur Folge. Folgende Veränderungen traten durch Gibberellinapplikation bei den Sonnenblumen auf:
- Die späte GA₇- als auch GA₄-Applikation zu Blühbeginn bewirkte eine Verringerung des Rohproteingehaltes und nur durch GA₄ auch eine Verringerung des Gesamtfettgehaltes.
- Die Applikation zum Sternstadium ergab in beiden Jahren (2010, 2011) widersprüchliche Ergebnisse: der Gesamtfettgehalt wurde im ersten Jahr sowohl durch GA₇- als auch GA₄-Applikation gesteigert und im zweiten Jahr durch GA₄ nicht verändert und durch GA₇ verringert.
- Die GA₇-Applikation eine Woche vor dem Sternstadium (2011) bewirkte eine Verringerung des Rohproteingehaltes.
- Die Gehalte der Fettsäuren (Linol-, Öl-, Palmitin- und Stearinsäure) wurden nur im Jahr 2011 und ausschließlich durch die Applikation mit GA₇ verändert: Verringerung des Linolsäuregehaltes, Erhöhung des Öl- sowie Stearinsäuregehaltes unabhängig vom Applikationstermin und Verringerung des Palmitinsäuregehaltes bei der späteren Applikation zum Sternstadium.
- Für den Gesamtfettgehalt im ersten Jahr (2010) sowie für den Linol- und Ölsäuregehalt im zweiten Jahr (2011) konnte eine Wechselbeziehung von Applikationstermin und Behandlungsvariante nachgewiesen werden.

3.2.4 Auswirkungen auf den Gesamtpflanzenbiomasseertrag (Winterweizen, Sonnenblume, Chinaschilf und Mais)

Die Erhebung des Gesamtpflanzenbiomasseertrages für die Kulturarten Winterweizen (m²-Ernte/Parzelle) und Sonnenblume (anhand von 20 Pflanzen/Parzelle) im Feld erfolgten zusätzlich neben den anderen oben erwähnten Parametern. Dagegen wurde der Gesamtpflanzenbiomasseertrag an den Kulturarten Chinaschilf (in Form einer Parzellenernte) und Mais (2010: durch 1m²-Ernte/Parzelle; 2011: durch Parzellenernte (19,5 m²)) als Hauptmerkmal aufgenommen, da es hier am sinnvollsten erschien, dahingehend eine Steigerung zu bewirken. So könnte dadurch bei Chinaschilf die Stoffausbeute zur Nutzung als Verbrennungsmaterial und bei Mais zur Biogasgewinnung erhöht werden.

Zusätzlich wurden verschiedene, die Gesamtpflanzenbiomasse beeinflussende Pflanzenparameter aufgenommen. So wurden an Sonnenblume Messungen der Wuchslänge und des Korbdurchmessers zur Feldernte (an 20 Pflanzen/Parzelle) vorgenommen. Weiterhin gehörte die regelmäßige bzw. zur Ernte erfolgte Längenmessung an Chinaschilf (an 3 Trieben pro Parzelle) im Feld dazu. Mit Mais wurde sich neben den Feldversuchen (nur mit Gesamtpflanzenbiomasseerhebung) aufgrund des beobachteten Phänomens des immer wieder Einlenkens des Wachstums auf das Kontrollniveau nach erfolgter Gibberellinapplikation auch in Gefäßversuchen (nur mit Längenwachstumsmessung) intensiver auseinandergesetzt. Damit lag auf der Kulturart Mais der Hauptschwerpunkt.

Winterweizen und Sonnenblume

Bei den zweijährigen Feldversuchen mit Sonnenblume und Winterweizen kamen grundsätzlich Gibberelline (GA₄, GA₇) mit einer Konzentration von 5×10^{-5} mol/l als Blattapplikation zum Einsatz. Für Sonnenblume und Winterweizen stand die Gibberellinwirkung auf das Pflanzenwachstum in Abhängigkeit vom Applikationstermin (n = 2) und der Gibberellinart (n = 4; unbehandelte Kontrolle, Kontrolle mit Blattdüngelösung ohne Gibberellin, Blattdüngelösung mit GA₄ bzw. GA₇) im Vordergrund. Die Sonnenblumen wurden zum Sternstadium (BBCH 51) bzw. zu Blühbeginn (BBCH 61) (2011 abweichend statt zu Blühbeginn eine Woche vor dem Sternstadium (BBCH 33; 3 gestreckte Internodien)) behandelt. Bei Winterweizen erfolgte die Applikation nach der Bestockung (BBCH 30) bzw. zu Blühbeginn (BBCH 61).

Bei Winterweizen und Sonnenblume hatten die Applikationen von GA₄ bzw. GA₇ weder einen Einfluss auf die Gesamtpflanzenbiomasse noch auf die einzeln aufgenommenen Pflanzenparameter. Die Daten hierzu befinden sich im Anhang.

Chinaschilf

Da die wüchsigen Formen dieser Pflanzenart unter mitteleuropäischen Klimabedingungen nicht zur Blüte kommen, ist eine Ertragssteigerung lediglich durch vermehrte Grünmasse zu erzielen. Aufgrund der festgestellten stärkeren Wirkung von GA_{4/7} im Vergleich zu GA₃ (siehe 3.1.3), sollte geprüft werden, ob GA₄ oder aber GA₇ hauptsächlich für die Wuchslängensteigerung verantwortlich ist. Da die Wirkung der Gibberelline prinzipiell nur temporärer Natur war (siehe Kap. 3.1.3), wurden weiterhin Mehrfachapplikationen dieser Gibberelline (je 5×10^{-5} mol/l) durchgeführt, um einen dauerhaften Gesamtpflanzenbiomassezuwachs zu induzieren. Im Anbaujahr 2010/11

wurden die Gibberelline daher dreimal appliziert (bei einer Anfangshöhe von ca. 20 cm sowie 13 und 22 Tage nach der ersten Applikation), im Folgejahr (2011/12) viermal (bei einer Anfangshöhe von ca. 12 cm und 8, 14 sowie 22 Tage nach der ersten Applikation).

Im ersten Versuchsjahr 2010/11 konnte die Gesamtpflanzenbiomasse bei Dreifachapplikation dauerhaft gesteigert werden, im zweiten Versuchsjahr (2011/12) konnte dieses Ergebnis jedoch nicht reproduziert werden. Die Ergebnisse des ersten Versuchsjahres werden nachfolgend vollständig dargestellt. Die Ergebnisse des zweiten Versuchsjahres sind im Anhang in Tabelle 35 und Abbildung 47 nachzulesen.

Im Jahr 2010 konnte eine dreimalige Applikation von je 5×10^{-5} mol/l GA₄ und GA₇ das Trieblängenwachstum steigern (Abb. 31). Während die Wirkung beider eingesetzter Gibberelline gleichzeitig eintrat, hielt die Wirkung von GA₇ länger an als von GA₄. Beide Gibberelline bewirkten zwischen Tag 8 und Tag 28 einen gleichwertigen signifikanten Trieblängenzuwachs im Vergleich zur Kontrolle, der sich am Tag 28 auf etwa 17 cm belief (Abb. 31). Wie in Abbildung 32 zu sehen, zeigte zur Ernte im darauffolgenden Jahr (296 Tage nach der ersten Applikation) allerdings lediglich die dreimalig mit GA₄ behandelten Pflanzen noch gegenüber der Kontrolle signifikant längere Triebe. In diesem Zusammenhang wurde bei Chinaschilf durch Dreifachapplikation mit GA₄ gegenüber der Kontrolle auch eine tendenziell und gegenüber einer gleichartigen GA₇-Applikation eine signifikant erhöhte Gesamtpflanzenbiomasse ermittelt (Abb. 33).

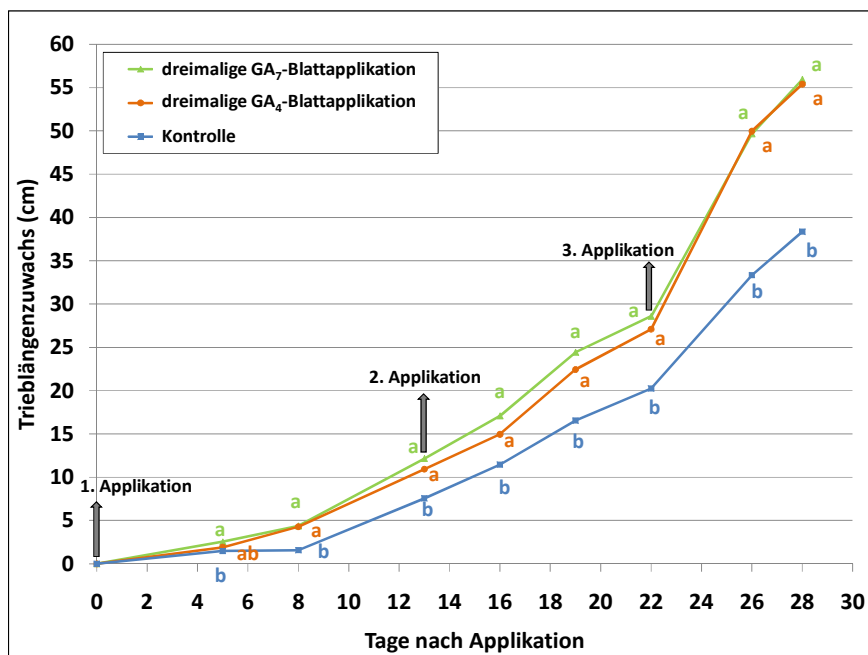


Abb. 31: Verlauf des Längenwachses der „langen“ Chinaschilftriebe bei dreifacher Blattapplikation mit GA₄ bzw. GA₇ (jeweils 5×10^{-5} mol/l) zu einer Anfangshöhe von ca. 20 cm sowie 13 und 22 Tage danach im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$)

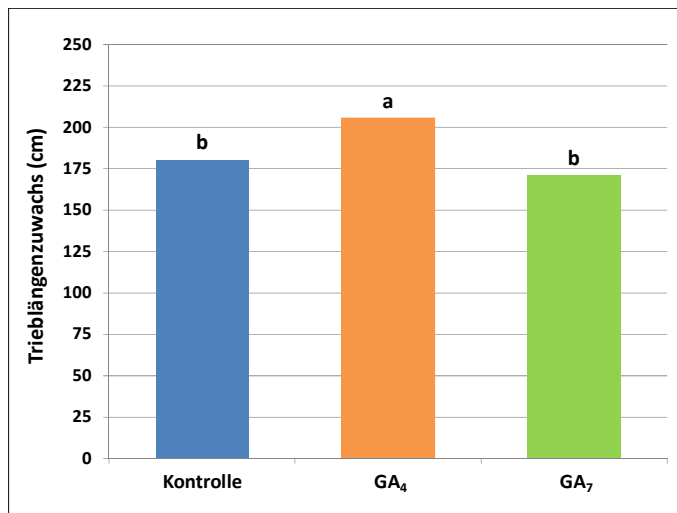


Abb. 32: Längenzuwachs der „langen“ Chinaschilftriebe zur Ernte im Jahr 2011 nach dreifacher Blattapplikation im Jahr 2010 mit GA₄ bzw. GA₇ (jeweils 5×10^{-5} mol/l) zu einer Anfangshöhe von ca. 20 cm sowie 13 und 22 Tage danach (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$)

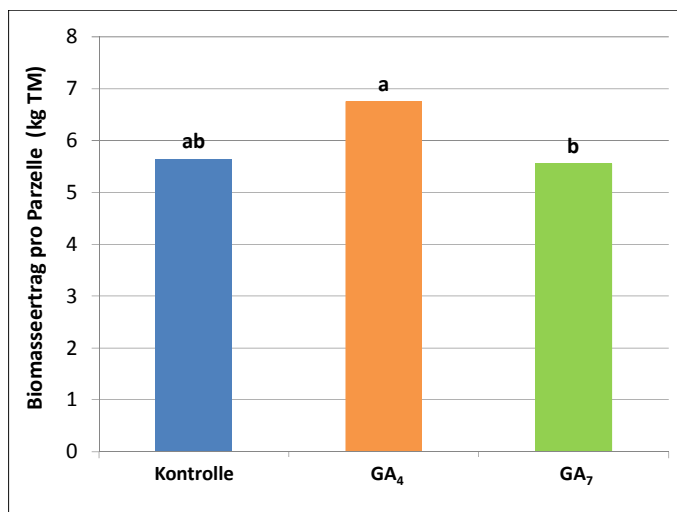


Abb. 33: Gesamtpflanzenbiomasseertrag von Chinaschilf im Jahr 2011 nach dreifacher Blattapplikationen im Jahr 2010 mit GA₄ bzw. GA₇ (jeweils 5×10^{-5} mol/l) zu einer Anfangshöhe von ca. 20 cm sowie 13 und 22 Tage danach (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$)

Mais

In den zweijährigen Feldversuchen mit Mais wurde durch Einfachapplikation von 5×10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ zum BBCH 18/31 (8-Blatt-Stadium mit einem Knoten) keine signifikant Veränderung des Gesamtpflanzenbiomasseertrages hervorgerufen (siehe Anhang, Tab. 42).

Zusammenfassend lässt sich festhalten:

- Bei Winterweizen und Mais wurde die Gesamtpflanzenbiomasse nicht durch die Gibberellinapplikationen verändert.

- Im Gegensatz zu den Gefäßversuchen (siehe 3.1.1) wurde bei der Sonnenblume durch die Applikationen von GA₄ bzw. GA₇ unabhängig von den Applikationsterminen weder die Pflanzenlänge noch der Korbdurchmesser verändert und ebenfalls nicht die Gesamtpflanzenbiomasse beeinflusst.
- Bei Chinaschilf wurden durch dreimalige GA₄-Applikation im ersten Versuchsjahr (2010/11) im Vergleich zur Kontrolle der Trieblängenzuwachs signifikant und die Gesamtpflanzenbiomasse tendenziell gesteigert und im Vergleich zur GA₇-Applikation lag die Gesamtpflanzenbiomasse sogar signifikant höher – ohne Reproduzierbarkeit im zweiten Versuchsjahr (2011/12).

3.3. Wachstumssteigerung und Gibberellinstoffwechsel von Mais

Aufgrund des beobachteten ungewöhnlichen Wachstumsverlaufs einer zumeist nur temporären Wachstumssteigerung bei Mais nach erfolgter Blattapplikation von Gibberellinen (siehe 3.1.2), wurden in den Jahren 2010 bis 2012 zusätzliche Gefäßversuche durchgeführt. Diese beinhalteten die Testung weiterer Behandlungsvarianten, mit dem Ziel eine stärkere und vor allem dauerhafte Wachstumssteigerung bei Mais (Sorte ‘Atletico’) zu erzielen. In diesem Zusammenhang sollten auch Anhaltspunkte für mögliche Regulationsmechanismen des Gibberellinstoffwechsels in Mais ermittelt werden.

Die Untersuchungen erfolgten durch Gefäßversuche auf der Freifläche sowie im Gewächshaus. Einerseits wurden Versuche durchgeführt, in denen unterschiedliche Gibberelline und Applikationshäufigkeiten (einfach/dreifach) miteinander verglichen wurden (Versuchsblock I), andererseits wurden Versuche mit einer einfachen (Versuchsblock II) sowie vierfachen (Versuchsblock III) Applikation von Gibberellinen in Kombination mit dem Wachstumshemmer Moddus realisiert. Innerhalb der Versuchsblöcke I und II wurden auch die endogenen Gibberellinergehalte in den Maisblättern nach erfolgter einfacher bzw. dreifacher Gibberellinapplikation sowie einfacher Gibberellinapplikation mit bzw. ohne Wachstumshemmer analysiert. Die Ernte- bzw. Analysetermine waren vor dem Applikationsbeginn sowie 3 und 10 Tage nach der ersten Applikation. Da eine Differenzierung zwischen exogen appliziertem und endogen vorhandenem GA₄ mit der gewählten Versuchsanstellung und Analytik nicht gewährleistet werden konnte, wurden die GA₄-Gehalte der Applikationsvarianten mit GA₄ nicht berücksichtigt.

3.3.1 Längenwachstum und endogene Gibberellinhalte nach einfacher bzw. dreifacher Gibberellinapplikation (Versuchsblock I)

Es wurden zwei Gefäßversuche durchgeführt, die eine Einfachapplikation mit einer Dreifachapplikation von Gibberellinen verglichen, sich aber durch das Zeitintervall der Dreifachapplikation sowie das Entwicklungsstadium der Pflanzen zum Versuchsbeginn und die verwendeten Gibberelline unterschieden. Außerdem wurden nur beim zweiten Versuch die Gehalte an endogenen Gibberellinen untersucht. Die Ergebnisse beider Versuche werden nachfolgend getrennt dargestellt.

Versuch 1: Gibberellinapplikation zum BBCH 13 sowie 7 und 21 Tage danach

Im 1. Versuch (siehe Tab. 13) wurde geprüft, inwieweit eine Mehrfachapplikation verschiedener Gibberelline eine stärkere bzw. länger andauernde Wachstumssteigerung bei Mais in einem jungen Entwicklungsstadium bewirken kann. Verglichen wurde eine einfache mit einer dreifachen Applikation der Gibberelline GA₃, GA₄ und GA₇ jeweils in einer Konzentration von 10⁻⁴ mol/l. Die einmalige Gibberellinapplikation erfolgte zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) und bei der dreimaligen Applikation wurden am 7. sowie 21. Tag nach der ersten Applikation zwei weitere GA-Behandlungen durchgeführt.

Tab. 13: Versuchsblock I: Vergleich von einfacher mit dreifacher Gibberellinapplikation

Versuchsnummer	Jahr/Ort	Pflanzenstadium zum Versuchsbeginn	Gibberellinkonzentration	Applikationsintervalle	Varianten
1.	2010 Freifläche	BBCH 13 Blattlänge: 25 cm	10 ⁻⁴ mol/l	Tag 0, 7, 21	Kontrolle, GA ₄ , GA ₃ , GA ₇
2.	2011 Freifläche	BBCH 17/18 Blattlänge: 90 cm	Einfachapplikation: 10 ⁻⁴ mol/l Mehrfachapplikation: 10 ⁻⁵ mol/l	Tag 0, 3, 6	Kontrolle, GA ₄ , GA ₇

Unabhängig von der Applikationshäufigkeit zeigten sich Unterschiede hinsichtlich der Wirkintensität der Gibberellinarten. GA₇ förderte das Längenwachstum der Maispflanzen stärker als GA₃ und dieses wiederum stärker als GA₄. Infolgedessen wurde eine maximale Längenzuwachssteigerung von 11 cm durch GA₇, 8 cm durch GA₃ (jeweils bis 25 Tage nach Applikation) und 3 cm durch GA₄ (bis 3 Tage nach Applikation) bei der einmaligen Applikation erreicht (Abb. 34). Durch die Dreifachapplikation zeigte sich eine maximale Längenzuwachssteigerung von 28 cm bei GA₇, 24 cm bei GA₃ und 12 cm bei GA₄, wobei diese höchsten Zuwachsraten für alle Gibberelline 5 Tage nach

der letzten Applikation, also 25 Tage nach der ersten Applikation, erreicht wurden (Abb. 35).

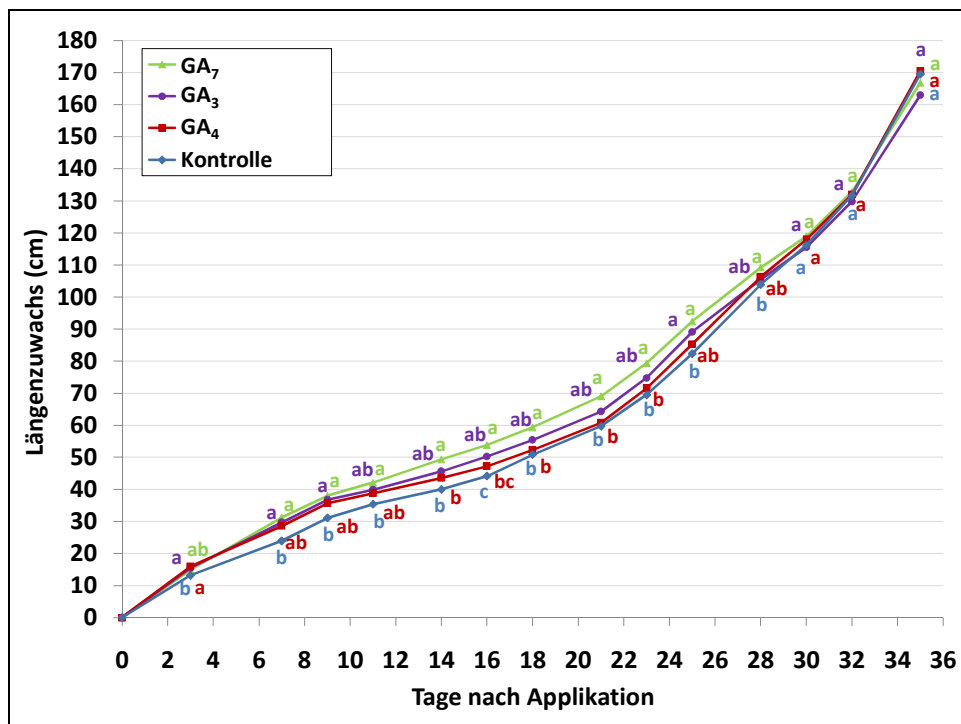


Abb. 34: Längenzuwachs bei Mais (Sorte 'Atletico') nach einfacher Blattapplikation mit 10^{-4} mol/l GA₄, GA₃ bzw. GA₇ zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$ mit jeweils 2 Pflanzen)

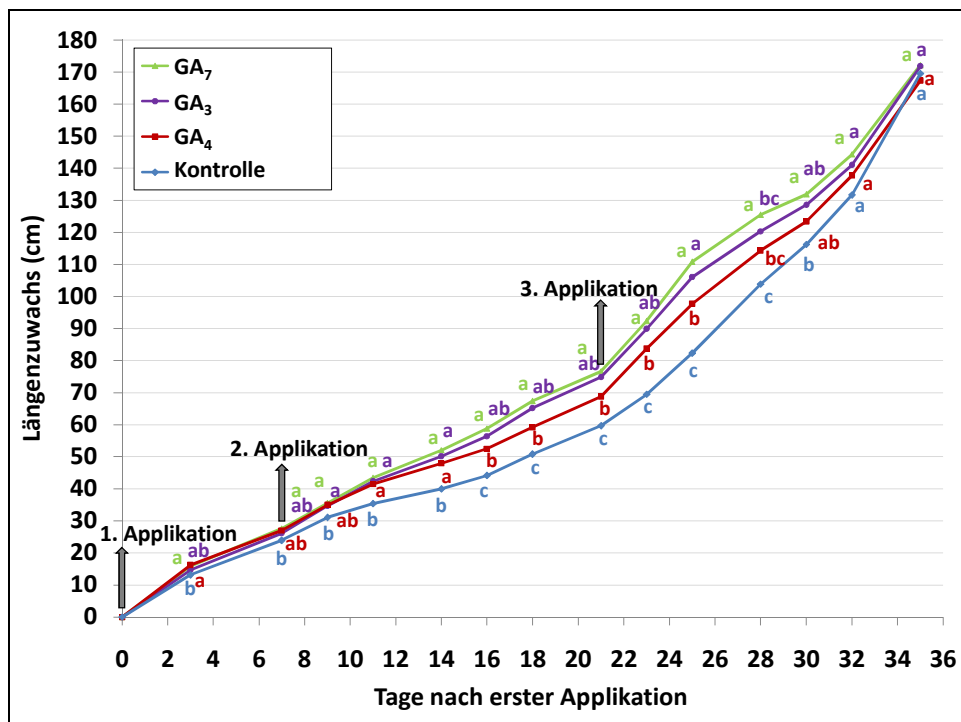


Abb. 35: Längenzuwachs bei Mais (Sorte 'Atletico') nach dreifacher Blattapplikation mit GA₄, GA₃ bzw. GA₇ (jeweils 10^{-4} mol/l) zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) sowie 7 und 21 Tage danach im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$ mit jeweils 2 Pflanzen)

Unabhängig von der Applikationshäufigkeit und der Gibberellinart glichen sich aber im weiteren Wachstumsverlauf alle Varianten wieder an die Kontrolle an und lagen eine Woche (GA₄-behandelten Pflanzen) bzw. zwei Wochen (GA₇-behandelten Pflanzen) nach der dritten und letzten Applikation auf gleichem Niveau.

Versuch 2: Gibberellinapplikation zum BBCH 17/18 sowie 3 und 6 Tage danach

In den nachfolgenden Experimenten wurden nur die Gibberelline GA₄ und GA₇ genutzt, da davon ausgegangen wurde, dass diese Gibberelline keine Verunreinigungen mit anderen bioaktiven Gibberellinen enthalten. Nachträglich wurde jedoch bei GA₇ noch ein 10 %iger Anteil an GA₄ festgestellt.

Da im 1. Versuch keine dauerhafte Wachstumssteigerung erfolgte, wurde der Versuch in modifizierter Form wiederholt (2. Versuch, s. Tab. 13). Dieser erfolgte mit Maispflanzen in einem späteren Entwicklungsstadium BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium) und voneinander abweichenden Gibberellinkonzentrationen für die Einfach- (10^{-4} mol/l) bzw. Dreifachapplikation (10^{-5} mol/l). Die Dreifachapplikation erfolgte außerdem im Unterschied zum 1. Versuch in kürzeren Abständen von drei Tagen. Zusätzlich zur Bonitur des Wachstumsverlaufs wurden anhand von Blattmaterial die endogenen Gibberellingehalte analysiert.

Der einzige Unterschied zum 1. Versuch zeigte sich in einer etwas schwächer ausgeprägten maximalen Längenzuwachssteigerung im Vergleich zur Kontrolle nach der GA₇-Dreifachapplikation (19 cm, 11 Tage nach der ersten Applikation) und einem etwas länger anhaltenden Längenzuwachs nach der GA₄-Dreifachapplikation (17 Tage nach der ersten bzw. 11 Tage nach der letzten, dritten Applikation) bevor eine Angleichung an die Kontrolle erfolgt ist (Abb. 36).

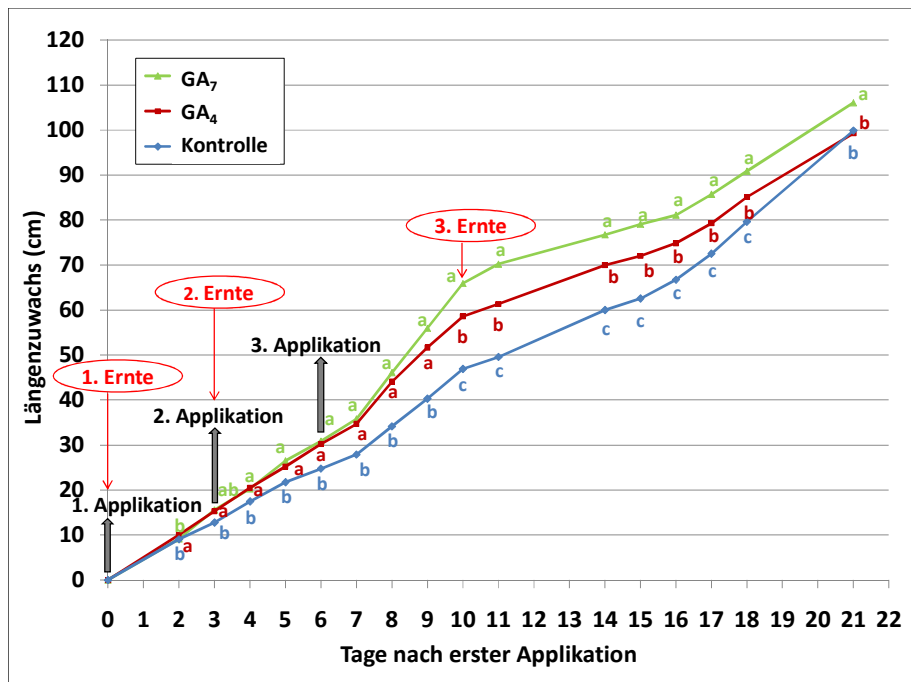


Abb. 36: Längenzuwachs bei Mais (Sorte 'Atletico') nach dreifacher Blattapplikation mit GA_4 bzw. GA_7 (jeweils 10^{-5} mol/l) zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium) sowie 3 und 6 Tage danach im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)

Zu keinem Erntetermin konnten in den Maisblättern die ersten Katabolite von GA_4 (GA_{34}) und GA_1 (GA_8) nachgewiesen werden. Die auffälligste Veränderung drei Tage nach der Gibberellinapplikation war die Steigerung des GA_1 -Gehaltes, der im Vergleich zur Kontrolle durch 10^{-5} mol/l GA_4 (von 4,8 auf 7,95 ng/g TM) leicht erhöht, durch 10^{-5} mol/l GA_7 (von 4,8 auf 10,7 ng/g TM) verdoppelt und durch 10^{-4} mol/l GA_4 (von 4,8 auf 17,1 ng/TM) verdreifacht wurde (Abb. 37).

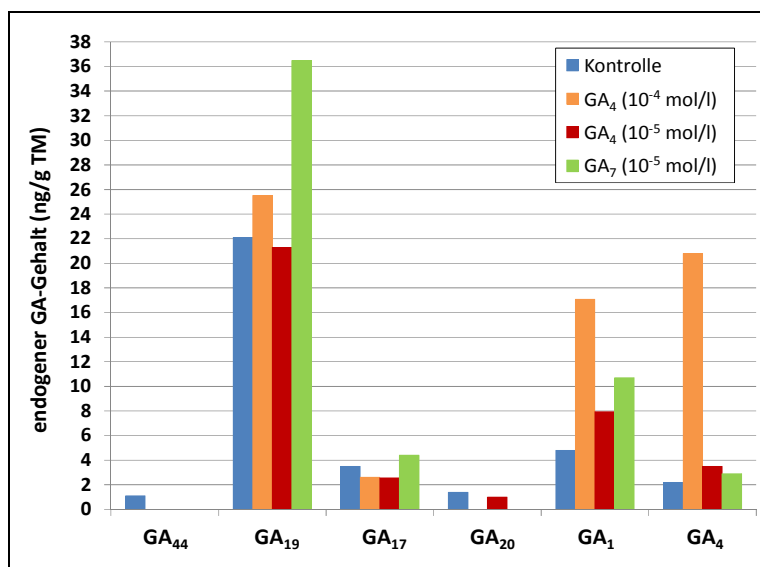


Abb. 37: Endogene GA-Gehalte in Maisblättern 3 Tage nach einfacher Blattapplikation mit GA_4 (10^{-4} bzw. 10^{-5} mol/l) bzw. GA_7 (10^{-5} mol/l) zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium)

Zehn Tage nach der einfachen GA₄-Applikation (10^{-4} mol/l) hatten sich, bis auf GA₁₉, was noch immer leicht erhöht vorlag, alle analysierten endogenen GA-Gehalte an das Kontrollniveau angepasst (Abb. 38).

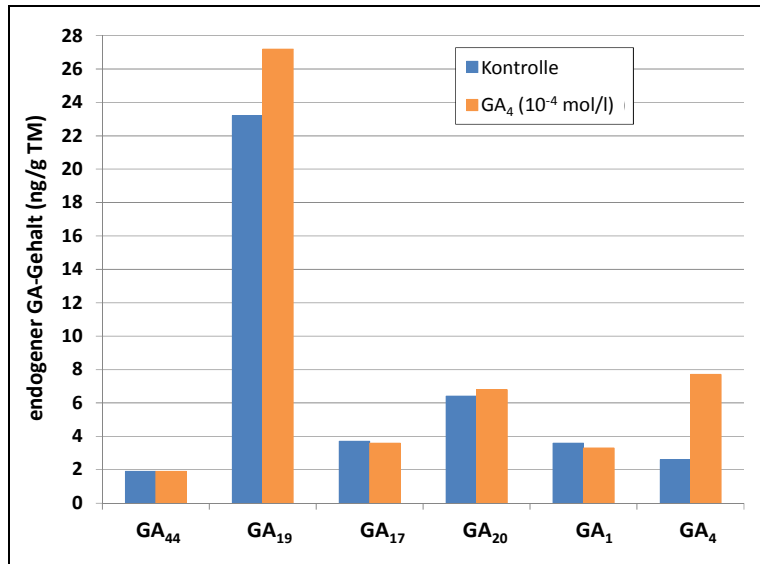


Abb. 38: Endogene GA-Gehalte in Maisblättern 10 Tage nach einfacher Blattapplikation mit 10^{-4} mol/l GA₄ zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium)

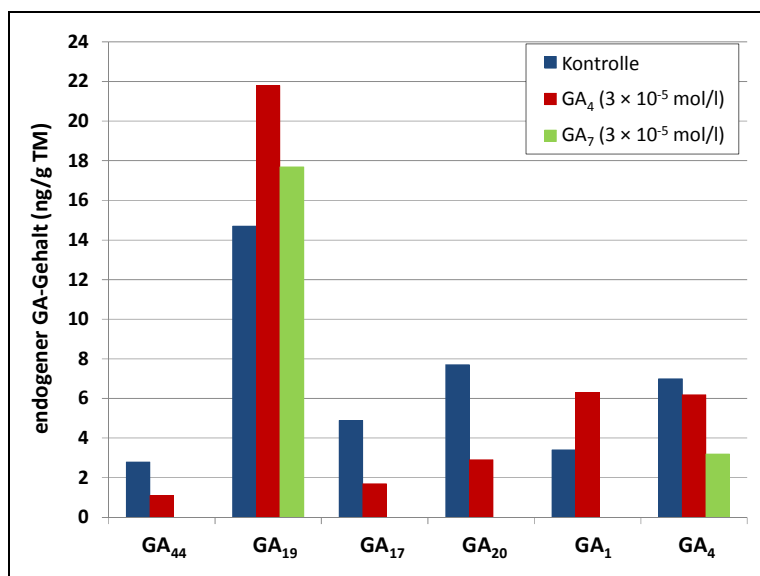


Abb. 39: Endogene GA-Gehalte in Maisblättern 4 Tage nach dreifacher Blattapplikation (10 Tage nach der ersten Applikation) mit 10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium) sowie 3 und 6 Tage danach

Besonders starke Veränderungen der endogenen GA-Gehalte konnten nach der dreimaligen GA₇-Applikation (je 10^{-5} mol/l) beobachtet werden (Abb. 39). Die Gehalte an GA₄₄ und GA₂₀ (Vorstufen von GA₁₉ und GA₁) sowie GA₁₇ (Abbaustufe von GA₁₉) als auch an dem physiologisch aktiven GA₁ wurden auf Werte unterhalb der

Nachweisgrenze von 1 ng/g TM reduziert. Lediglich der Gehalt an GA₁₉ war leicht erhöht (von 14,7 auf 17,7 ng/g TM).

3.3.2 Längenwachstum und endogene Gibberellinergehalte nach einfacher Gibberellinapplikation in Kombination mit dem Wachstumshemmer Moddus (Versuchsblock II)

Dieser Versuch beruht auf der Hypothese, dass eine Gibberellinapplikation kombiniert mit einem Wachstumshemmer, der spät in den Gibberellinstoffwechsel der Pflanze eingreift und dort unter anderem die GA2-Oxidasen hemmt (siehe dazu Kapitel 1.3., Abb. 8), zu einer stärkeren und/oder länger anhaltenden Längenwachstumssteigerung führen müsste als eine Gibberellinapplikation allein, da exogen applizierte bioaktive Gibberelline wie GA₄ und GA₁ dadurch nicht abgebaut/inaktiviert werden können.

Die Abbildung 8 im Kapitel 1.3. zeigt die spezifische Hemmung der Schlüsselenzymen (GA20-, GA3- und GA2-Oxidasen) im Gibberellinsyntheseweg des ausgewählten Wachstumshemmers Moddus (Trinexapac-ethyl) auf. Es ist bekannt, dass durch den alleinigen Hemmereinsatz vor allem die Gehalte des bioaktiven Gibberellins GA₁ und dessen Abbauprodukt GA₈ verringert, dagegen die Gehalte an GA₂₀, der Vorstufe von GA₁, sowie dessen frühere Vorstufen, erhöht werden (Rademacher, 2000).

Es wurden zwei Gefäßversuche durchgeführt, die sich hinsichtlich des Entwicklungsstadiums zu Versuchsbeginn und des Standorts der Pflanzen (Gewächshaus, Freifläche) unterschieden (Tab. 14). Außerdem wurden nur beim zweiten Versuch die Gehalte an endogenen Gibberellinen untersucht. Die Ergebnisse beider Versuche werden nachfolgend getrennt dargestellt.

Tab. 14: Versuchsblock II: Gibberellinapplikation in Kombination mit dem Wachstumshemmer Moddus

Versuchsnummer	Jahr/Ort	Pflanzenstadium zum Versuchsbeginn	Gibberellinkonzentration	Hemmerkonzentration	Varianten
1.	2011 Gewächshaus	BBCH 13 Blattlänge: 45 cm	10 ⁻⁴ mol/l	1,4 × 10 ⁻⁴ mol/l	Kontrolle, Hemmer, GA ₄ , GA ₄ + Hemmer
2.	2011 Freifläche	BBCH 17/18 Blattlänge: 90 cm	10 ⁻⁴ mol/l	1,4 × 10 ⁻⁴ mol/l	Kontrolle, Hemmer, GA ₄ , GA ₄ + Hemmer

Versuch 1: Gibberellinapplikation zum BBCH 13 (Gewächshaus)

Der erste Versuch (Tab. 14) erfolgte mit Maispflanzen zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) im Gewächshaus und beinhaltete die Varianten Kontrolle, Hemmer und einfache GA₄-Applikation ohne bzw. mit Hemmer. Die eingesetzte Gibberellinkonzentration betrug 10⁻⁴ mol/l und die Hemmerkonzentration 1,4 × 10⁻⁴ mol/l. Die GA₄ + Hemmer-Variante wurde als Gemisch appliziert.

Wie in Abbildung 40 zu sehen, zeigte sich im Versuch sowohl durch GA₄ als auch durch GA₄ + Hemmer eine gleichstarke maximale Steigerung der Pflanzenlänge (ca. 9 cm bis zum 27. Tag nach Applikation) im Vergleich zur Kontrolle. Jedoch erwies sich der Längenzuwachs durch die kombinierte GA₄ + Hemmer-Variante als signifikant länger anhaltend als der der GA₄-Variante. Bis zum Versuchsende (44 Tage nach Applikation) hatten sich wiederum alle Varianten in der Pflanzenlänge wieder der Kontrolle angenähert, doch der Längenzuwachs der GA₄ + Hemmer-Variante war noch immer signifikant höher als der der GA₄-Variante.

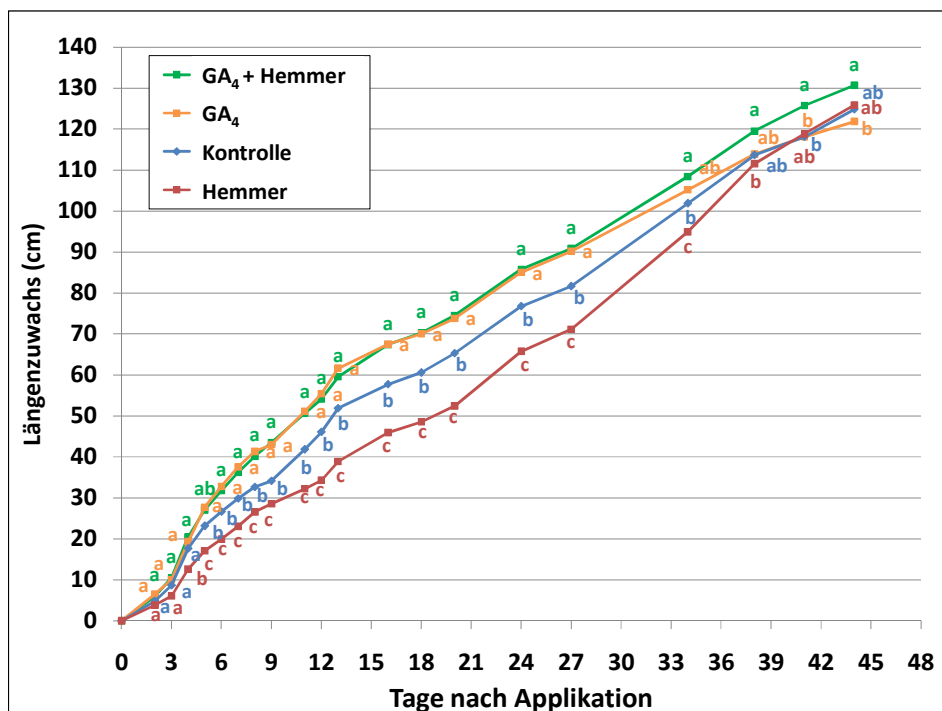


Abb. 40: Längenzuwachs bei Mais (Sorte 'Atletico') nach Blattapplikation mit GA₄ (10^{-4} mol/l) bzw. GA₄ (10^{-4} mol/l) + Hemmer (Moddus, $1,4 \times 10^{-4}$ mol/l) zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) unter Gewächshausbedingungen im Jahr 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)

Versuch 2: Gibberellinapplikation zum BBCH 17/18 (Freifläche)

Aufgrund des beobachteten unerwarteten Wachstumsverlaufs nach der Gibberellinbehandlung in Kombination mit dem Wachstumshemmer Moddus in Form einer Angleichung an die Kontrolle wurde ein weiterer Versuch in ähnlicher Form wiederholt (Tab. 14). Die Varianten und Konzentrationen wurden beibehalten. Zusätzlich zur Bonitur des Wachstumsverlaufs erfolgte die Analyse der endogenen Gibberellinhalte im Blattmaterial.

Eine Woche nach der Applikation von GA₄ bzw. GA₄ + Hemmer wiesen beide Varianten eine signifikante, wenn auch nur geringe zusätzliche Steigerung des

Längenzuwaches von 2 cm auf. Zum Versuchsende (21 Tage nach Applikation) war die ermittelte Längenzuwachssteigerung der GA₄ + Hemmer-Variante um 9 cm signifikant geringer als die der reinen GA₄-Variante (Abb. 41).

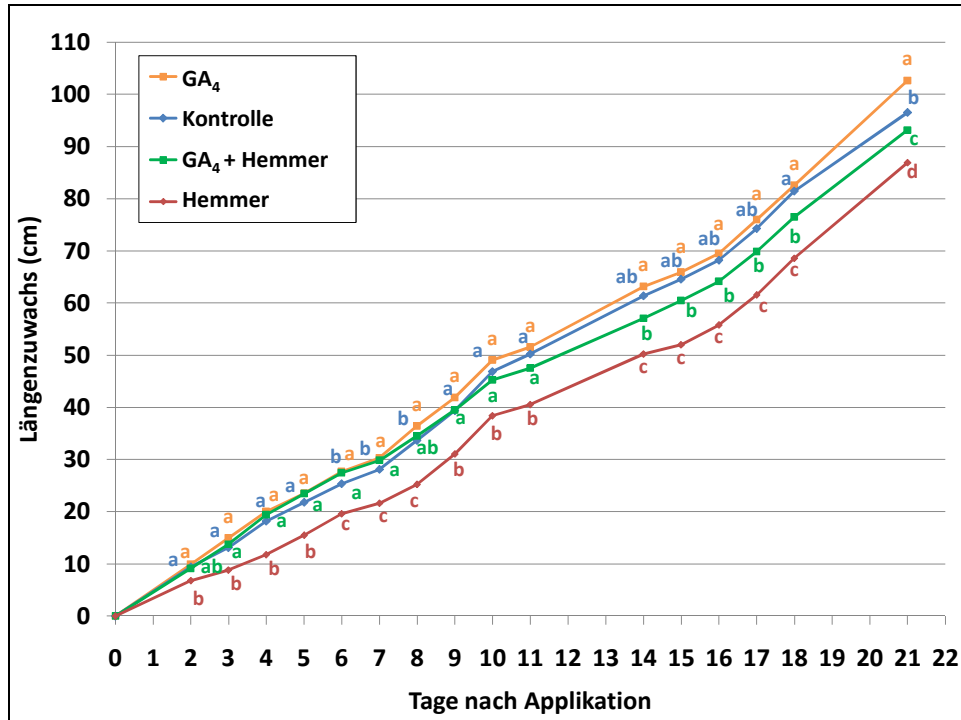


Abb. 41: Längenzuwachs bei Mais (Sorte 'Atletico') nach Blattapplikation mit dem Wachstumshemmer Moddus ($1,4 \times 10^{-4}$ mol/l), GA₄ (10^{-4} mol/l) bzw. GA₄ (10^{-4} mol/l) + Hemmer (Moddus, $1,4 \times 10^{-4}$ mol/l) zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium) im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)

Bis zum dritten Tag nach Applikation führte der alleinige Einsatz des Hemmers (Moddus) spezifisch zur Reduktion der Gehalte an GA₁ und GA₁₇ bis unterhalb der Nachweisgrenze (von 1 ng/g TM). Beides sind Gibberelline, bei deren Produktion GA20-Oxidasen involviert sind (siehe Kap. 1.3., Abb. 7). Die Gehalte an GA₁₉, GA₂₀ und GA₄ blieben hingegen unverändert (Abb. 42). Zu diesem Zeitpunkt waren bei der Variante GA₄ + Hemmer im Vergleich zur GA₄-Variante sowohl der GA₁-Gehalt (von 4,8 auf 19,8 ng/g TM bzw. auf 17,1 ng/g TM) als auch der GA₁₉-Gehalt (von 22 auf 38,8 ng/g TM bzw. auf 25,5 ng/g TM) etwas stärker erhöht, während der GA₁₇-Gehalt nur unwesentlich verändert vorlag (Abb. 42). Weiterhin zeigte die GA₄ + Hemmer-Variante einen unveränderten GA20-Gehalt auf, während dieser bei der GA₄-Variante unterhalb der Nachweisgrenze gefallen war. Der GA₄₄-Gehalt sank bei allen Varianten im Vergleich zur Kontrolle unterhalb der Nachweisgrenze.

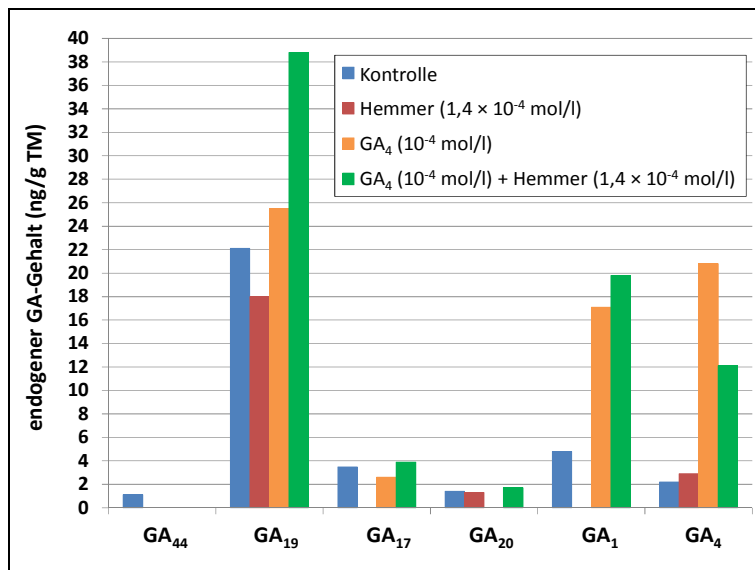


Abb. 42: Endogene GA-Gehalte in Maisblättern 3 Tage nach Blattapplikation mit dem Wachstumshemmer Moddus ($1,4 \times 10^{-4}$ mol/l), GA₄ (10^{-4} mol/l) bzw. GA₄ (10^{-4} mol/l) + Hemmer (Moddus, $1,4 \times 10^{-4}$ mol/l) zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium)

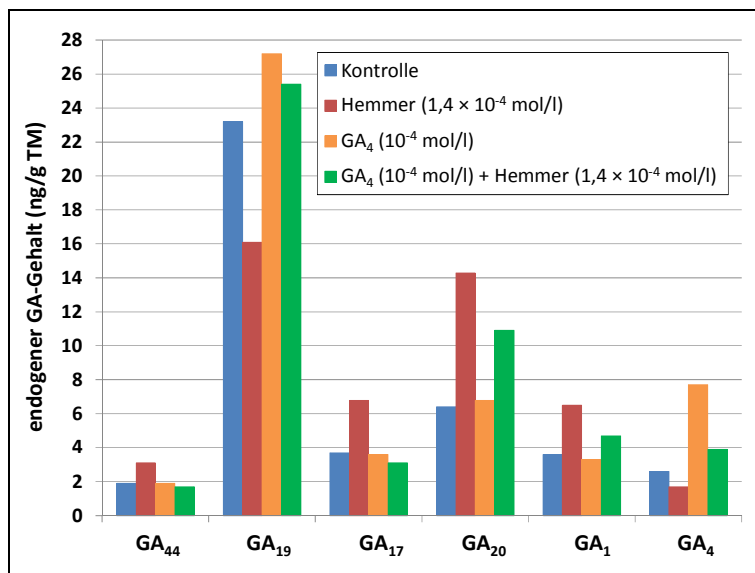


Abb. 43: Endogene GA-Gehalte in Maisblättern 10 Tage nach Blattapplikation mit dem Wachstumshemmer Moddus ($1,4 \times 10^{-4}$ mol/l), GA₄ (10^{-4} mol/l) bzw. GA₄ (10^{-4} mol/l) + Hemmer (Moddus, $1,4 \times 10^{-4}$ mol/l) zum BBCH 17/18 (7/8-Blatt-Stadium)

Zehn Tage nach Applikation ließ die Wachstumshemmung durch Moddus nach. Dies zeigte sich an den im Vergleich zur Kontrolle vergleichbaren Gehalten an GA₄₄ und GA₄ sowie erhöhten Gehalten an GA₁₇ (von 3,7 auf 6,8 ng/g TM), GA₂₀ (von 6,4 auf 14,3 ng/g TM) und GA₁ (von 3,6 auf 6,5 ng/g TM) (Abb. 43). Ausschließlich der GA₁₉-Gehalt war in der Hemmer-Variante mit 16,1 ng/g TM geringer als in der Kontrolle (23,2 ng/g TM). Die Varianten GA₄ und GA₄ + Hemmer unterschieden sich zu diesem Zeitpunkt in den endogenen GA₄₄- sowie GA₁₇-Gehalten nicht und in den GA₁₉- und GA₁-Gehalten nur geringfügig im Vergleich zur Kontrolle (Abb. 43). Während die

GA₄-Variante im Vergleich zur Kontrolle auch einen angepassten GA₂₀-Gehalt aufwies, war dieser in der Variante GA₄ + Hemmer von 6,4 auf 10,9 ng/g TM erhöht.

3.3.3 Längenwachstum nach Vierfachapplikation von GA₄ in Kombination mit dem Wachstumshemmer Moddus (Versuchsblock III)

Aufbauend auf den sehr unterschiedlichen Ergebnissen der vorangegangenen Versuche in Kombination mit dem Wachstumshemmer Moddus wurden zwei weitere Versuche durchgeführt (Versuchsblock III). Damit sollte nochmals eine mögliche stärkere und/oder dauerhafte Wirkung auf das Wachstum durch GA₄ + Hemmer geprüft werden. Die Versuche (Tab. 15) beinhalteten diesmal eine vierfache Applikation (jeweils im Abstand von einer Woche) mit den Varianten Kontrolle, Hemmer sowie GA₄ mit bzw. ohne Hemmer. Für GA₄ und Hemmer wurde außerdem eine gleiche Konzentration von je 10⁻⁴ mol/l verwendet und die GA₄ + Hemmer-Variante als Gemisch appliziert.

Tab. 15: Versuchsblock III: Vierfachapplikation mit GA₄ in Kombination mit dem Wachstumshemmer Moddus

Versuchsnummer	Jahr/Ort	Pflanzenstadium zum Versuchsbeginn	Gibberellinkonzentration	Hemmerkonzentration	Applikationsintervalle	Varianten
1.	März 2012 Gewächshaus	BBCH 13 Blattlänge: 45 cm	je 10 ⁻⁴ mol/l	je 10 ⁻⁴ mol/l	Tag 0, 7, 14, 21	Kontrolle, Hemmer, GA ₄ , GA ₄ + Hemmer
2.	Juni 2012 Gewächshaus	BBCH 13 Blattlänge: 40 cm	je 10 ⁻⁴ mol/l	je 10 ⁻⁴ mol/l	Tag 0, 7, 14, 21	Kontrolle, Hemmer, GA ₄ , GA ₄ + Hemmer

Der Wachstumsverlauf der Varianten des ersten Versuchs (Tab. 15) ist in Abbildung 44 dargestellt. Die Pflanzen der GA₄- sowie der GA₄ + Hemmer-Variante zeigten ab dem 7. Tag (GA₄ + Hemmer) bzw. dem 8. Tag (GA₄) nach der ersten Behandlung eine im Vergleich zur Kontrolle um 6 cm signifikant gesteigerte Wuchslänge auf. Ab dem 14. Tag übertraf die Wuchslänge der GA₄ + Hemmer-Variante die der GA₄-Variante signifikant um 7 cm. Dieser Unterschied blieb weitere 25 Tage bestehen, bevor sich die Wuchslängen beider Varianten wieder angleichen. Beide Varianten glichen sich ebenso im weiteren Wachstumsverlauf wieder der Kontrollvariante an.

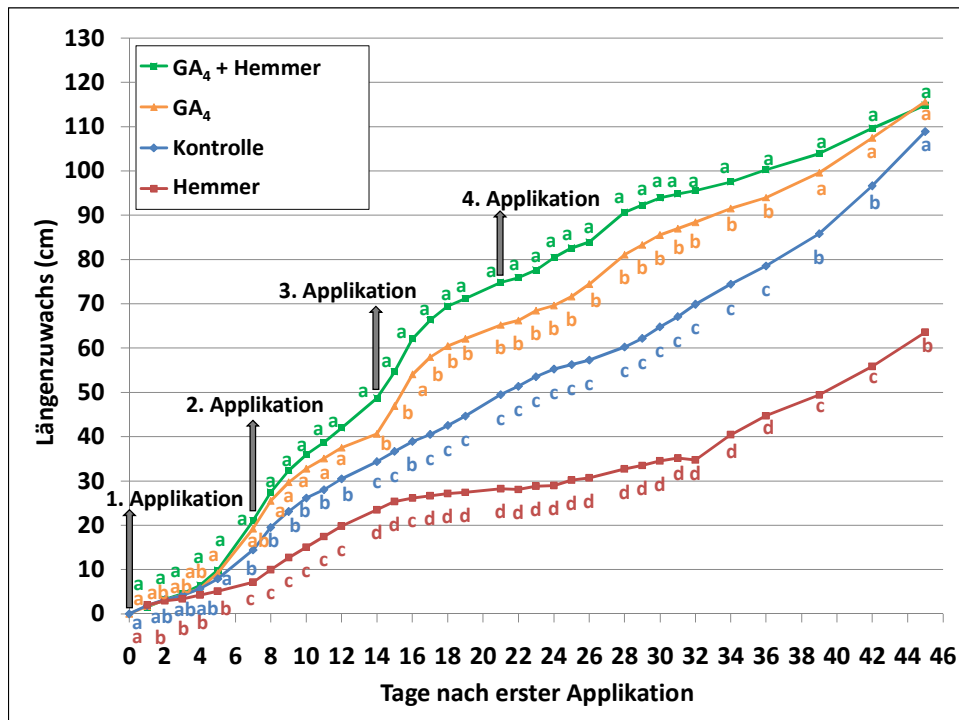


Abb. 44: Längenzuwachs bei Mais nach vierfacher Blattapplikation mit dem Wachstumshemmer Moddus, GA₄ bzw. GA₄ + Hemmer (jeweils 10⁻⁴ mol/l) zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) sowie 7, 14 und 21 Tage danach unter Gewächshausbedingungen im März 2012 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)

Im zweiten Versuch (siehe im Anhang, Tab. 15, Abb. 48) waren bereits 2 Tage (GA₄) bzw. 3 Tage (GA₄ + Hemmer) nach der ersten Applikation signifikant gesteigerte Wuchslängen von 4 bis 5 cm bei der GA₄- sowie GA₄ + Hemmer-Variante im Vergleich zur Kontrolle erkennbar. Auch diesmal wies die GA₄ + Hemmer-Variante ab der dritten Woche gegenüber der GA₄-Variante signifikant um 5 cm gesteigerte Wuchslängen auf. Dieser Unterschied steigerte sich bis zum 8. Tag nach der vierten Applikation (also 29 Tage nach der ersten Applikation) auf über 16 cm. Aufgrund mangelnder Standfestigkeit der Maispflanzen musste der Versuch am 30. Tag abgebrochen werden. Trotzdem konnte schon innerhalb eines Tages (vom 29. zum 30. Tag) die Tendenz einer Annäherung an die Kontrolle wie im ersten Versuch ermittelt werden, da sich die Wuchslängendifferenz zwischen der GA₄- und GA₄ + Hemmer-Variante und der Kontrolle von 16 cm auf 12 cm verringert hatte.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass eine Vierfachapplikation von GA₄ kombiniert mit dem Wachstumshemmer Moddus bewirkt ab der zweiten, spätestens ab der dritten Applikation eine stärkere Zunahme des Längenwachstums als die alleinige GA₄-Applikation, die jedoch auch nur von temporärer Natur war.

Als wesentliche Ergebnisse dieser zusätzlichen Versuchsansätze ist festzuhalten:

1. Hinsichtlich der Wirkungsstärke gibt es folgende Abstufung von stark zu schwach: $GA_7 > GA_3 > GA_4$.
2. Die dreifache Applikation der Gibberelline GA_3 , GA_4 bzw. GA_7 führte unabhängig von der Konzentration und den Applikationsintervallen immer zu einer stärkeren und länger anhaltenden, jedoch weiterhin nicht dauerhaften Wachstumssteigerung als eine Einfachapplikation.
3. Eine Mehrfachapplikation geringer Gibberellinkonzentration war effektiver als eine Einfachapplikation einer hohen Gibberellinkonzentration.
4. Im Gegensatz zur Einfachapplikation von GA_4 (10^{-4} mol/l) + Moddus ($1,4 \times 10^{-4}$ mol/l) führte die Vierfachapplikation von GA_4 + Moddus (je 10^{-4} mol/l) im Vergleich zur vierfachen GA_4 -Applikation (10^{-4} mol/l) zu einem verstärkten Wachstum.
5. In Mais waren GA_1 und GA_4 als bioaktive Gibberelline vorzufinden.
6. Die endogenen GA-Gehalte deuten auf den 13-Hydroxylierungsweg als Hauptsyntheseweg der Gibberelline in Mais hin.
7. Die GA_{19} -Gehalte waren in allen Varianten und zu allen geprüften Zeitpunkten immer hoch.
8. GA_{34} und GA_8 , die durch 2 β -Hydroxylierung inaktivierten Formen von GA_4 und GA_1 , waren in den in Maisblättern nicht nachweisbar.
9. Drei Tage nach den GA_4 - bzw. GA_7 - Applikationen deuten die Erhöhungen des endogenen GA_1 -Gehaltes auf eine positive Feedforward-Regulation der GA_{13} -Oxidase hin. Die Erhöhung des endogenen GA_{19} -Gehaltes bei gleichzeitiger Verringerung der Vorstufen GA_{44} und GA_{20} ist hingegen ein Hinweis auf eine negative Feedback-Regulation der GA_{20} -Oxidasen sowie der GA_3 -Oxidase. Die Stärke der Regulation wurde maßgeblich von der Gibberellinart und -konzentration bestimmt.
10. Zehn Tage nach der ersten GA_4 - bzw. GA_7 - Applikation (drei Tage nach der dritten) deuten die überwiegend verringerten GA-Gehalte auf eine negative Feedback-Regulation verschiedener Oxidasen hin, wobei die Art der beeinflussten Oxidasen sowie die Stärke der Regulation von der Gibberellinart und -konzentration abhing.

4. Diskussion

Mit den in Deutschland gesetzten Zielen, die Treibhausgasemissionen sowie die Abhängigkeit von fossilen Energieträgern zu verringern, geht auch die Förderung der Bioenergie, einschließlich des Energiepflanzenanbaus, einher. Die Bioenergie-Potentiale sind jedoch vor allem durch Nutzungskonkurrenzen begrenzt, so dass mittelfristig eine Optimierung des Energiepflanzenanbaus nötig ist. Im Zuge dieser Arbeit wurde deshalb untersucht, ob durch den Einsatz aktiver Vertreter des Phytohormons Gibberellin (GA) ein Beitrag in Form einer Biomassesteigerung (Kornertrag/Gesamtpflanze) und/oder einer Erhöhung des Anteils energierelevanter Inhaltsstoffe geleistet werden kann.

Dazu wurden in den Jahren 2009 bis 2012 Gefäß- und Feldversuche auf den Versuchsfeldern des JKI in Braunschweig angelegt und unterschiedliche kommerziell erhältliche bioaktive Gibberelline (GA₃, GA_{4/7}) sowie isolierte, bioaktive Gibberelline (GA₄, GA₇, GA₁, GA₅) an den potentiellen Energiepflanzen Winterweizen, Winter- bzw. Sommergerste, Mais, Sonnenblume und Chinaschilf getestet. Die Gefäßversuche dienten zum einen der Optimierung der Gibberellinapplikation bezüglich Applikationsart, Gibberellinkonzentration, Applikationszeitpunkt und Formulierung/Netzmitteleinsatz für die Feldversuche, zum anderen der Prüfung weiterer Behandlungsvarianten an der Kulturart Mais mit dem Ziel einer stärkeren und vor allem dauerhaften Wachstumssteigerung sowie der Gewinnung von Anhaltspunkten für mögliche Regulationsmechanismen des Gibberellinstoffwechsels bei dieser Kulturart. In den Feldversuchen wurden die Auswirkungen auf die Gesamtpflanzenbiomasse, den Kornertrag, den Anteil energierelevanter Inhaltsstoffe sowie den Blühzeitpunkt und die Abreifedauer untersucht. Im Rahmen der Feldversuche stand insbesondere die Gegenüberstellung der Wirksamkeit der Gibberelline GA₃, GA_{4/7}, GA₄ und GA₇ im Mittelpunkt.

Grundsätzlich ist zu berücksichtigen, dass nur eine begrenzte Vergleichbarkeit von Gefäß- und Feldversuchen gegeben ist. Dies beruht zum einen auf der unterschiedlichen Ausbringungstechnik der Gibberelline und zum anderen auf den unterschiedlichen klimatischen Bedingungen im Freiland und im Gewächshaus. So wurde in den Gefäßversuchen darauf geachtet, dass alle Blätter der Pflanze mit der Gibberellinlösung benetzt waren, während im Feld durch die Über-Kopf-Spritztechnik und auch durch die mögliche Abdrift eine vollständige Benetzung nicht gewährleistet werden konnte. Weiterhin könnten die Witterungsbedingungen auf dem Feld (wie Niederschlag, Wind und Sonneneinstrahlung) zu einer Abwaschung oder Eintrocknung der Gibberellinlösung geführt haben. Somit kann die in der landwirtschaftlichen Praxis aufgenommene

Dosis der Gibberelline deutlich geringer sein als bei der Anwendung an einzelnen Pflanzen in Gefäßen. Zudem differiert auch der verfügbare Wurzel- und Standraum zwischen Gefäß- und Freilandversuchen. Dies wird bei der anschließenden Diskussion der unterschiedlichen Versuchsansätze berücksichtigt.

4.1. Einfluss von Gibberellinen als Bestandteil einer Ammonium-Harnstoff-Lösung

Im Rahmen der Vorversuche zur Optimierung der Applikationsart zeigte die Wurzelapplikation von Gibberellinen in Form einer AHL-Bodeninjektion (Ammonium-Harnstofflösung) unerwartete Wachstumsreaktionen bei Mais und Sonnenblume. So führte bei der Sonnenblume die Variante mit 50 sowie 200 ppm GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ zur Wachstumsdepression, während die 100 ppm-Variante nur temporär die Wuchslänge steigerte. Bei Mais führten nur 50 ppm GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ zur Wachstumsdepression, während durch 100 sowie 200 ppm GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ geringe (4 cm) Wachstumssteigerungen erreicht wurden.

Da bislang keine Versuche in der Literatur bekannt sind, in denen Gibberelline in Kombination mit AHL in dieser Form verabreicht wurden, können nur Vermutungen zu den Ursachen dieser Beobachtungen angestellt werden. Möglicherweise sind die geringen GA-Konzentrationen ausschließlich zur Förderung des Wurzelwachstums auf Kosten des Längenwachstums der Pflanzen genutzt worden. Zu hohe Konzentrationen von 200 ppm könnten hingegen bei der Sonnenblume hemmend auf das Wurzelwachstum wirken und damit sekundär das Längenwachstum hemmen, während 100 ppm GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ das Längenwachstum fördert, wenn auch nur temporär. So ist beispielsweise auch für das Phytohormon Auxin beschrieben, dass es in höheren Konzentrationen seine wachstumsfördernde Wirkung verliert und sogar toxisch wirken und damit zum Absterben der Pflanzen führen kann (van Iersel, 1998). Jedoch scheint es kulturart-spezifisch unterschiedliche GA-Konzentrationsoptima zu geben, da Mais im Gegensatz zur Sonnenblume bei 100 bzw. 200 ppm GA_3 bzw. $GA_{4/7}$ Wachstumssteigerungen aufwies. Da diese jedoch trotz der sehr hohen Konzentrationen nur von geringem Ausmaß waren, kann möglicherweise auch durch mikrobielle Abbauprozesse im Boden die Gibberellinaktivität generell herabgesetzt worden sein.

4.2. Einfluss von Gibberellinen auf den Kornertrag

Im Rahmen der Feldversuche wurden von den Kulturarten Winterweizen, Sonnenblume und Raps die Kornerträge ermittelt, um einen möglichen Einfluss sowohl der Gibberellinart als auch des Applikationszeitpunktes zu prüfen. Zusätzlich wurden verschiedene den Kornertrag beeinflussende Parameter wie das Tausendkorngewicht aller Kulturarten aufgenommen. Zudem wurde bei Raps (anhand von 10 bzw. 20 Pflanzen pro Parzelle) die Anzahl der Triebe 2. und 3. Ordnung pro Pflanze sowie die Schotenfüllung der Triebe 3. Ordnung (2010) bzw. der Triebe 2. und 3. Ordnung inklusive der Schotenanzahl sowie Schoten- und Korngewicht der Triebe 1., 2. und 3. Ordnung (2011) aufgenommen. Weiterhin wurde bei Winterweizen anhand einer m^2 -Ernte pro Parzelle das Ähren-/ Strohverhältnis (2010) bzw. Korn-/Strohverhältnis (2011) sowie bei der Sonnenblume der Korbdurchmesser von 20 Pflanzen pro Parzelle ermittelt.

Es werden zunächst die Ergebnisse soweit möglich nach Kulturart zusammengefasst und diskutiert, wobei vergleichend auf die Gefäß- und Feldversuche eingegangen wird. Aufgrund der eingeschränkten Literatur zu Gibberellinanwendungen auf die hier untersuchten Kulturarten erfolgt erst im Anschluss eine allumfassende Diskussion mit Bezug zur vorhandenen Literatur.

Nur 2010 bei Winterraps und auch nur durch GA_7 erfolgte eine signifikante Erhöhung des Ertragsparameters Tausendkorngewicht, jedoch ohne Zunahme des Kornertrages. Die Gibberelline GA_4 , GA_3 , $\text{GA}_{4/7}$ bewirkten dagegen keine Veränderungen. Dies steht im Einklang mit einer früheren Studie an Sommerraps mit einer GA_3 -Anwendung in einer vergleichbaren Konzentration wie der in dieser Arbeit gewählten, in der das Samengewicht ebenfalls unverändert blieb (Srinivasan und Morgan, 1996). Bei Winterweizen und Sonnenblume hatten weder die Gibberelline GA_4 bzw. GA_7 noch die gewählten Applikationstermine einen Einfluss auf Kornertrag und die Kornertrag beeinflussenden Parameter. Die im Rahmen der Optimierung der Gibberellinapplikation durchgeführten Gefäßversuche an Sonnenblumen mit höheren Konzentrationen (10^{-4} , $1,3$ bzw. $1,5 \times 10^{-4} \text{ mol/l}$) von $\text{GA}_{4/7}$ oder GA_3 zu einem wesentlich früheren Stadium (vor dem Erscheinen der Knospe) zeigten hingegen eine deutliche Reduzierung der Korbgröße (als ein Kornertragsparameter) auf.

Bislang sind in der Literatur nur sehr wenige GA_4 - oder GA_7 -Anwendungen an Winterweizen und Sonnenblumen beschrieben worden. Häufiger wurde GA_3 eingesetzt. Die Studien deuten an, dass die Gibberellinart ein entscheidender Faktor dafür zu sein scheint, ob und wie stark eine Beeinflussung des Kornertrages erfolgt. So zeigten

Versuche mit Weizen für die Gibberelline GA₃ und GA₁ eine größere biologische Aktivität als für GA₄, GA₇ bzw. GA_{4/7} auf (Jensen und Junttila, 1987; Nishizawa et al., 2002). Das kann bedeuten, dass die Gibberelline GA₄ und GA₇ bei diesen Kulturarten nicht ausreichend bioaktiv sind und somit möglicherweise erst in höheren Konzentrationen als 5×10^{-5} mol/l den Kornertrag steigern können. Für die Sonnenblume konnte jedoch in den eigenen Experimenten die Verringerung der Korbgröße (als ein Kornertragsparameter) in Abhängigkeit von Gibberellinart und -konzentration nachgewiesen werden, was eher für eine negative Beeinflussung des Kornertrags mit zunehmender Gibberellinkonzentration spricht. So konnte in den Vorversuchen (siehe 3.1.1) eine stärkere Reduzierung der Korbgröße durch GA_{4/7} als durch GA₃ (je 50 ppm; entspricht für GA₃: $1,3 \times 10^{-4}$ mol/l, für GA_{4/7}: $1,5 \times 10^{-4}$ mol/l) nachgewiesen werden, während geringere Konzentrationen (5×10^{-5} mol/l) von GA₄ und GA₇ in den Feldversuchen keinen Einfluss auf die Korbgröße hatten.

Des Weiteren gibt es in der Literatur Anhaltspunkte dafür, dass auch der Applikationszeitpunkt einen entscheidenden Einfluss auf die Stärke unterschiedlicher GA-Wirkungen ausüben kann. Erstens wurde bei Weizen durch GA₃ im gleichen Konzentrationsbereich wie in der vorliegenden Arbeit, jedoch nicht zu Blühbeginn, sondern erst nach der Blüte appliziert, das Korngewicht gesteigert (Yang et al., 2013). Zweitens wurde in einer Studie mit Sonnenblumen durch GA₃-Applikation nach Blütenöffnung in einer mehr als 13-fach höheren Konzentration als in den Versuchen der vorliegenden Arbeit eine Kornertragssteigerung über die Zunahme der Kornanzahl nachgewiesen (Shukla et al., 1987). So deutet sich an, dass in der vorliegenden Arbeit bei Sonnenblume die frühen Applikationstermine mit dem Ziel einer Blüh- und Abreifeverfrühung ohne eine negative Beeinflussung des Kornertrags passend gewählt waren, jedoch der späte Applikationstermin (zu Blühbeginn) mit dem Ziel einer Kornertragssteigerung womöglich nicht spät genug gewählt war.

Die wenigen Studien einer GA-Anwendung an Raps wurden generell mit GA₃ durchgeführt (Dahanayake und Galwey, 1999; Filek et al., 1988; Srinivasan und Morgan, 1996; Zanewich et al., 1991). Eine Steigerung des Tausendkorngewichtes durch GA₇ an Winterraps, wie sie im Rahmen dieser Arbeit beobachtet wurde, ist bis heute nicht beschrieben worden. Lediglich an Sommergerste (*Hordeum vulgare* L.), jedoch für die Applikation von GA₃ in einer etwa dreifach höheren Konzentration als in den Versuchen dieser Arbeit, wurde ebenfalls eine signifikante Erhöhung des TKG bei gleichbleibendem Kornertrag dokumentiert (Rukasz und Michalek, 2004). Die Autoren

konnten zeigen, dass der Effekt auf eine Kornvergrößerung bei gleichzeitiger Verringerung der Kornanzahl pro Pflanze zurückzuführen war. Da sich in den eigenen Versuchen im Jahr 2010 die Rapsrerträge aufgrund einer GA₇-Applikation trotz signifikanter Erhöhung des Tausendkorngewichtes nicht erhöht hatten, sollte dies ebenfalls mit einer Verringerung der Samen- oder Schotenanzahl einhergegangen sein. Somit waren entweder weniger, aber schwerere Samen pro Schote oder insgesamt weniger Schoten mit schwereren Samen im Vergleich zur Kontrolle vorhanden. Da diese Parameter 2010 nicht im Einzelnen aufgenommen wurden, kann für die Interpretation der Ergebnisse lediglich auf Angaben aus der Literatur zurückgegriffen werden. Die Annahme der negativen Beeinflussung der Schotenanzahl (woraus sich eine geringere Samenanzahl pro Pflanze ergeben hätte) wird durch die Beobachtung gestützt, dass durch eine Verringerung der Gibberellinmenge (verursacht durch den Einsatz eines Wachstumshemmers, der die Gibberellinbiosynthese blockiert) die Schotenanzahl bei Raps gesteigert werden konnte (Fisahn und Hofner, 1995). Weiterhin unterdrücken Gibberelline nachgewiesenermaßen Cytokinin-induzierte Prozesse in Pflanzen (Greenboim-Wainberg et al., 2005), wozu auch die Differenzierung der Pflanzenorgane gehört (Wang und Irving, 2011). So konnte bei Sojabohnenpflanzen (*Glycine max* L. Merr.) ein Zusammenhang zwischen einem Cytokinindefizit und der Minimierung der Schotenanzahl festgestellt werden (Carlson et al., 1987). Diese Ergebnisse legen die Möglichkeit einer negativen Beeinflussung von Cytokinin-gesteuerten Prozessen in Winterraps aufgrund einer GA₇-Applikation nahe, die letztlich die verringerte Schotenanzahl bedingten.

Weiterhin liegt die Vermutung nahe, dass auch das Pflanzenwachstum, also Pflanzenhöhe und Gesamtpflanzenbiomasseproduktion, durch die Applikation von GA₇ gefördert wurde, wie es in früheren Studien für verschiedene *Brassica* ssp. nach Applikation von GA₃ beschrieben wurde (Akter et al., 2007; Dahanayake und Galwey, 1999; Khan et al., 2002b). Diese Förderung der Grünmassebildung kann zulasten der Schoten- und folglich der Samenbildung erfolgen. Wahrscheinlich förderte GA₇ in erster Linie das Wachstum der apikalen Triebe, was sich auch auf die Schotenentwicklung ausgewirkt haben könnte, so dass sich weniger gefüllte bzw. kleinere Schoten an den Seitentrieben entwickelt haben. Diese Vermutung stützt sich auf die Annahme, dass der Photoassimilatetransport aus den unteren Blättern nach der GA₇-Applikation zum Großteil in die apikalen Triebe erfolgt ist und weniger in die Seitentriebe. Hinweise für die Beeinflussung des Photoassimilatetransportes durch Gibberelline lieferten (Khan et al., 2005).

Weitere Hinweise zur Untermauerung dieser Hypothese enthält eine Studie, in der eine GA₃-Applikation zur Vergrößerung von Schotenoberfläche und -durchmesser an den apikalen Trieben führte (Srinivasan und Morgan, 1996). Das bedeutet für den Raps, dass möglicherweise mehr und/oder größere Schoten am Haupttrieb und weniger bzw. kleinere Schoten an den Seitentrieben entwickelt wurden. Allerdings gibt es auch Ergebnisse, die dieser Vermutung widersprechen. So konnte z. B. eine Steigerung der Schotenanzahl sowie des Kornertrags bei *Brassica juncea* L. mit 10⁻⁵ mol/l GA₃ vor der Blüte (40 Tage nach Aussaat) (Khan et al., 2002a; Mobin et al., 2007) als auch zur Blüte (60 Tage nach der Aussaat) (Mobin et al., 2007) appliziert, erreicht werden. Dabei hatte jedoch die frühere Applikation einen größeren Einfluss als die späte.

Somit ist die richtige Wahl von Gibberellinart, -konzentration und Applikationszeitpunkt in Abhängigkeit von der Kulturart entscheidend um eine positive Beeinflussung des Kornertrags zu erzielen. Für weitere Untersuchungen wäre es interessant zu prüfen, ob für Winterweizen und Sonnenblume eine höhere Konzentration als 5×10^{-5} mol/l der Gibberelline GA₄ und GA₇ in Kombination mit einem späteren Applikationszeitpunkt (nach dem Öffnen der Blüte/am Ende der Blüte) zu einer Kornertragssteigerung führt. Zudem wäre speziell für Winterweizen von Interesse zusätzlich die Wirksamkeit von GA₃ bezüglich einer Kornertragssteigerung zu testen. Bei Raps könnte die Prüfung einer früheren GA₇-Applikation (vor Blühbeginn), die möglicherweise über die Synchronisierung der Blüte und damit auch der Schotenentwicklung eine Steigerung des Kornertrags bewirken könnte, aufschlussreich sein.

4.3. Einfluss von Gibberellinen auf Blühzeitpunkt und Abreifedauer

Dieser Ansatz war besonders für die Sonnenblume interessant, da der Standort Braunschweig für diese Kulturart aufgrund der klimatischen Bedingungen zur Abreife einen Grenzstandort darstellt und somit die Ertragssicherung einen wesentlichen agronomischen Parameter darstellt. Um einen möglichen Einfluss der Gibberellinart sowie des Applikationszeitpunktes auf eine Blüh- und Abreifeverfrühung zu prüfen, wurden daher im Feld Anfang August die Anzahl blühender Pflanzen pro Parzelle aufgenommen und in Gefäßversuchen die Entwicklungsstadien (BBCH-Stadien) über die Zeit bonitiert. Zudem erfolgte im Feld die Bestimmung des Pflanzen-Abreifestadium pro Parzelle zur Ernte.

In den Gefäßversuchen (siehe Vorversuche; 3.1.1) erfolgte die Intensität der Blühverfrühung bei der Sonnenblume durch die geprüften Gibberelline (je 10⁻⁴ mol/l) in der

Abstufung (stark zu schwach): $GA_{4/7} > GA_3 = GA_4 > GA_1 = GA_5$ und war bei der frühen Applikation (BBCH 12; 2-Blatt-Stadium) stärker ausgeprägt als bei der späten (BBCH33; 3 gestreckte Internodien). Beim Vergleich von GA_4 und GA_7 im Feld (2010, 2011) konnte ausschließlich GA_7 (5×10^{-5} mol/l) zum Sternstadium (BBCH 51; 2010) bzw. eine Woche vor dem Sternstadium (BBCH 33; 2011) appliziert eine Blühverfrühung sowie zum Sternstadium (2010) auch eine Abreifeverfrühung bewirken.

Ausgehend von diesen Ergebnissen kann allgemein geschlussfolgert werden, dass eine frühere Gibberellinapplikation die Blütenentwicklung stärker beschleunigt als eine späte. Zudem geben die Beobachtungen einen deutlichen Anhaltspunkt dafür, dass im kommerziell verfügbaren Gibberellingemisch $GA_{4/7}$ das GA_7 und nicht GA_4 für die frühere Blütenentwicklung verantwortlich ist. Die optimale GA-Konzentration scheint von der Wirksamkeit der Gibberellinart abzuhängen. So zeigte sich in den Gefäßversuchen beim Vergleich von zwei Konzentrationen (10^{-6} mol/l vs. 3×10^{-4} mol/l) von $GA_{4/7}$ (mit der bis dato stärksten Wirksamkeit), die sich um mehr als zwei Zehnerpotenzen unterschieden, dass zwar nur die höheren Konzentrationen (3×10^{-4} mol/l) eine schnellere Blütenentwicklung um zwei BBCH-Stadien ausmachte. Jedoch ließ sich dieses Ergebnis auch mit einer geringeren Konzentration von 10^{-4} mol/l erreichen. Dagegen trat in Gefäßversuchen mit dem als schwächer wirksam eingestuften GA_4 in einer Konzentration von 10^{-4} mol/l eine Blühverfrühung ein, jedoch in den Feldversuchen mit der geringeren Konzentration von 5×10^{-5} mol/l nicht. Es ist jedoch hier nicht von der Hand zu weisen, dass der zu Beginn angesprochene Aspekt der unterschiedlichen aufgenommenen Gibberellindosen der Pflanzen in den Feld- und Gefäßversuchen eine Rolle gespielt hat.

Bislang sind Informationen zu den Wirkungen einer Gibberellinbehandlung von Sonnenblumen in der Literatur äußerst spärlich, so dass Ergebnisse zu GA-Anwendungen an anderen Pflanzenarten mit herangezogen werden müssen. Sowohl für GA_4 als auch für GA_7 ist eine Beteiligung an der Blütenbildung verschiedener Pflanzenarten wie Zantedeschien (*Zantedeschia* L.) (Brooking und Cohen, 2002), Rudbeckien (*Rudbeckia* L.) (Harkess und Lyons, 1994) und Wiesen-Rispengras (*Poa pratensis* L.) (Heide et al., 1998) beschrieben. Für die Sonnenblume ist bisher lediglich eine Verfrühung der Blütenbildung durch GA_3 -Anwendung dokumentiert worden (Almeida und Pereira, 1996). Dabei wurden 10 Tage alte Pflanzen in Gefäßen innerhalb von 10 Tagen sechsmal mit GA_3 jeweils in einer Konzentration von 10^{-3} mol/l behandelt. Die Autoren folgerten aus ihren Ergebnissen ebenfalls, dass für eine Blühverfrühung ein früher

Zeitpunkt der Gibberellinapplikation wichtig sei, sogar wichtiger als die Gibberellinkonzentration. Ausgehend von den durchgeführten Gefäßversuchen (siehe 3.1.1) der vorliegenden Arbeit wird GA₇ jedoch eine höhere Wirksamkeit zugesprochen als GA₃, aufgrund der festgestellten stärkeren Einflussnahme auf den Blühzeitpunkt von GA_{4/7} und der geringeren Wirksamkeit von GA₄ im Vergleich zu GA₃.

Hinweise auf eine Blühzeitverfrühung aufgrund einer Gibberellinbehandlung gibt es auch aus Untersuchungen an anderen Pflanzenarten. Während in den im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Feldexperimenten eine Applikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₄ (entspricht etwa 16 ppm) bei Sonnenblumen keine Auswirkung auf die Blütezeit hatte, verursachte in einer Studie mit Garten-Levkoje (*Matthiola incana* L.) eine fünffache Applikation von GA₄ (je 200 ppm) innerhalb von 14 Tagen sehr wohl eine frühere Blüte (Hisamatsu et al., 1998). Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass die Wirksamkeit von GA₄ im Hinblick auf eine Blühverfrühung konzentrationsabhängig ist. Diese Vermutung wird durch die vorliegenden Ergebnisse der Gefäßversuche gestützt, da in diesen mit 10^{-4} mol/l GA₄ (entspricht etwa 33 ppm) eine frühere Blüte induziert werden konnte.

Der fortgeschrittene Reifezustand zur Ernte lässt sich damit erklären, dass der schnellere Blühbeginn durch GA₇-Applikation auch das frühere Einsetzen der Seneszenz nach sich zog. Allerdings ist bei der Akelei (*Aquilegia* L.) auch das Gegenteil, eine Verzögerung der Seneszenz nach Behandlung mit GA_{4/7}, beschrieben worden (Gianfagna und Merritt, 1998). Ein möglicher Grund dafür, dass in den eigenen Versuchen im zweiten Versuchsjahr 2011 die GA₇-Wirkung bezüglich einer früheren Abreife ausblieb, könnten die sehr unterschiedlichen Wetterbedingungen in den beiden Versuchsjahren 2010 und 2011 während der Abreife (August-Oktober) sein. Im Jahr 2010 war die durchschnittliche Temperatur mit 13,4°C kühler und die kumulierten Niederschläge (307 mm) höher als im Jahr 2011 mit 15,7°C und 153 mm. Wahrscheinlich erfolgte im Jahr 2011 aufgrund günstigerer Wetterbedingungen eine optimale Abreife der Sonnenblumen aller Versuchsvarianten, die durch eine Gibberellinbehandlung nicht weiter beschleunigt werden konnte.

Für nachfolgende Untersuchungen wäre es interessant zu prüfen, ob sich durch eine mehrjährige Versuchsreihe die 2010 erzielte Blüh- sowie Reifeverfrühung bei Sonnenblumen durch GA₇-Applikation bestätigen lässt. Weiterhin wäre in diesem Zusammenhang aufschlussreich, welchen Einfluss die klimatischen Bedingungen haben und um wie viel früher die Ernte erfolgen kann. Eine frühere Ernte bedeutet auch eine

Verkürzung der Standzeit im feuchten Herbst, wodurch das Risiko eines Pilzbefalls durch *Sclerotinia sclerotiorum* und/oder *Botritis* spp. und damit einhergehende Ertragsausfälle reduziert werden können. Bei einer Bestätigung des Ergebnisses könnte die Applikation von GA₇ zum gewünschten Ziel der Ertragsstabilität von Sonnenblumen besonders auf Grenzstandorten beitragen.

4.4. Einfluss von Gibberellinen auf energierelevante Inhaltsstoffgehalte

An den Kulturarten Raps, Winterweizen, Mais und Sonnenblume wurden die jeweiligen energierelevanten Inhaltsstoffgehalte analysiert, um einen möglichen Einfluss sowohl der Gibberellinart als auch des Applikationszeitpunktes zu prüfen. Nur bei der Sonnenblume zeigte sich eine Beeinflussung energierelevanter Inhaltsstoffe durch die Gibberellinapplikationen. So ergab im ersten Versuchsjahr (2010) die frühere Applikation zum Sternstadium (BBCH 51) von GA₄ als auch GA₇ eine Erhöhung des Gesamtfettgehaltes bei unverändertem Rohproteingehalt. Bei der späteren Applikation zu Blühbeginn (BBCH 61) kam es zur Reduzierung des Gesamtfettgehaltes durch GA₄ und des Rohproteingehaltes durch GA₄ sowie GA₇. Im Jahr 2011 erfolgte durch GA₇-Applikation zum Sternstadium konträr zum ersten Versuchsjahr (2010) eine Verringerung des Gesamtfettgehaltes. Weiterhin führte die frühere GA₇-Applikation, eine Woche vor dem Sternstadium (BBCH 33), zu einer signifikanten Erhöhung des Rohproteingehalts. Eine Wechselwirkung von Gibberellinart und Applikationszeitpunkt konnte lediglich 2010 bezüglich des Gesamtfettgehaltes festgestellt werden.

Veränderungen des Fettsäurespektrums traten 2011, nicht jedoch 2010, durch die Applikation von GA₇, hingegen nicht durch GA₄ auf. So wurde unabhängig vom Applikationstermin der Anteil an Palmitin- und Linolsäure verringert, während der Stearin- und Ölsäuregehalt anstieg. Für die Intensität der Einflussnahme auf den Stearinsäuregehalt konnte eine allgemeine Abhängigkeit vom Faktor Applikationszeitpunkt ermittelt werden. Eine Wechselwirkung von Gibberellinart und Applikationszeitpunkt wurde sowohl für den Ölsäure- als auch Linolsäuregehalt festgestellt. Nachfolgend werden die Wirkungen von GA₄ und GA₇ aufgrund ihrer unterschiedlichen Wirkungsweise getrennt diskutiert.

Die Minimierung beider miteinander negativ korrelierter Inhaltsstoffe Rohprotein und Öl durch die GA₄-Applikation deutet auf eine generelle Beeinflussung der Samenfüllung bei Sonnenblume hin. Nach Beendigung der Blüte beginnt die Phase der

Samenfüllung und damit der Transport der Photoassimilate, vor allem in Form von löslichen Zuckern, in Richtung Sonnenblumenkorb, wobei die Proteinsynthese der Ölsynthese vorgelagert ist (Goffner et al., 1988). Eine mögliche Erklärung ist, dass der geschilderte Transport der Photoassimilate in Richtung des Korbes (sink) durch die GA₄-Applikation beeinflusst bzw. umorientiert wurde und somit weniger Ausgangsstoffe für die Synthese von Öl und Rohprotein zur Verfügung standen. Dazu gibt es in der relevanten Literatur jedoch sehr gegensätzliche Ergebnisse mit unterschiedlichen Gibberellinen an verschiedenen Kulturarten. Bei Erbsen (*Pisum sativum* L.) wurde aufgezeigt, dass nach erfolgter GA₃-Applikation (10^{-3} mol/l) der ursprüngliche Photoassimilatetransport zur Vegetationsspitze sowohl zum sink „Blüte“ als auch zum sink „Wurzeln“ umgelenkt wurde (Garcia-Martinez und Beltran, 1992). Dagegen wurde in einer anderen Studie nach der Applikation von GA₃ bzw. GA₁ (jeweils 3×10^{-4} mol/l) bei Erbsen ausschließlich die Phloembeladung mit Saccharose im Blatt sowie die Förderung der Saccharoseentladung im sink „Blüte“ festgestellt (Pereto und Beltran, 1987). Diese Ergebnisse lassen vermuten, dass zu Blühbeginn die Umstellung vom vegetativen auf das generative Wachstum noch nicht vollständig erfolgt ist und GA₄ eher das vegetative Wachstum in Form eines Sprosslängenwachstums zu Lasten der Samenentwicklung bzw. -reifung gefördert hatte. In der vorliegenden Arbeit konnten allerdings anhand von Längenmessungen an 20 Sonnenblumenpflanzen pro Parzelle zum Erntetermin keine derartigen Veränderungen festgestellt werden. Möglicherweise erfolgte lediglich eine temporäre Wuchslängensteigerung während der Kornfüllungsphase, die sich jedoch dauerhaft negativ auf die Gehalte der wertgebenden Inhaltsstoffe ausgewirkt hat.

Da die GA₇-Applikation zum Sternstadium (BBCH 51) im ersten Jahr (2010) eine signifikante Erhöhung des Gesamtfettgehaltes aufzeigte, im zweiten Jahr hingegen eine Reduzierung, liegt die Vermutung nahe, dass dieser Effekt mit der nur im Jahr 2010 eingetretenen beschleunigten Abreife der Sonnenblumen einherging.

Die frühere GA₇-Applikation, eine Woche vor dem Sternstadium, bewirkte im Jahr 2011 hingegen eine signifikante Erhöhung des Rohproteingehalts. Dieses Ergebnis geht konform mit Beobachtungen bei GA₃-Applikationen an der Sonnenblume (Al-Gharbi und Yousif, 1989). Auch an Schwarzkümmel (*Nigella sativa* L.) wurde durch GA₃-Applikationen (Konzentration: 10^{-6} – 10^{-4} mol/l) im vegetativen Stadium eine Proteingehaltssteigerung nachgewiesen, während der Ölgehalt unverändert blieb (Shah, 2008). Eine Erklärung könnte eine mögliche effizientere Ausnutzung des vorhandenen Stickstoffangebots für die Proteinsynthese durch eine Aktivitätssteigerung der

Nitratreduktase sein. In der Literatur gibt es hierzu widersprüchliche Ergebnisse. Während nach GA₃-Applikation bei Braunen Senf (*Brassica juncea* L.) eine generelle Steigerung der Stickstoffaufnahme festgestellt wurde (Khan et al., 2002b), die sich auch im Stickstoffgehalt der Samen widerspiegelte, konnte bei Sesam hingegen eine reduzierte Stickstoffaufnahme nachgewiesen werden (Bashist, 1988).

Die 2010 nachgewiesene Wechselwirkung von Applikationszeitpunkt und Gibberellinart in Hinblick auf den Gesamtfettgehalt zeigt auf, wie diffizil und wichtig die richtige Wahl beider Faktoren ist, um das gewünschte positive Ergebnis zu erzielen. Da jedoch im zweiten Versuchsjahr (2011) dieses Ergebnis nicht reproduziert werden konnte, weist dies auf eine mögliche stärkere Einflussnahme äußerer Faktoren, wie Witterung hin, zumal sich diese insbesondere zur Blüte und Abreife in den Monaten August bis Oktober der Pflanzen in beiden Jahren deutlich unterschieden (siehe Anhang, Abb. 45, Abb. 46).

Die 2011 durch GA₇-Applikation induzierten Veränderungen des Fettsäurespektrums von Sonnenblumen sind möglicherweise ein Hinweis auf die gleichzeitige Beeinflussung des Reifeszustandes der Körner, obwohl 2011 keine sichtbare Veränderung im Reifegrad der Gesamtpflanzen im Vergleich zur Kontrolle festgestellt wurde. Es ist allgemein bekannt, dass sich das Fettsäurespektrum im Zuge der Samenreifung ändert und reife im Vergleich zu vorreifen Sonnenblumenkörnern einen höheren Gehalt an Linolsäure bei niedrigerem Ölsäuregehalt aufweisen (Leiber et al., 2006). Eine mögliche Erklärung für die Unterschiede im Fettsäurespektrum wäre also, dass die Körner nach GA₇-Behandlung der Pflanzen einen geringeren Reifegrad aufwiesen als die Körner der Kontrollpflanzen und der mit GA₄ behandelten Pflanzen. Diese Annahme wird noch durch den nachgewiesenen verringerten Gesamtfettgehalt gestützt, da dieser erst mit zunehmender Reife ansteigt. Jedoch könnte auch der verringerte Gesamtfettgehalt wiederum mit der Einflussnahme auf den Photoassimilatetransport durch GA₇, wie schon vorhergehend für GA₄ beschrieben, begründet werden. Zudem könnte durch die frühe Applikation auch indirekt über die Entwicklung kleinerer Blätter im oberen Bereich der Pflanze eine Beeinträchtigung der Photoassimilation erfolgt sein. Kleinere Blätter können zur Bildung von weniger Assimilaten führen, die zur Kornfüllung beitragen könnten. Ein Mangel an Assimilaten zum Beispiel durch die Beschattung der obersten Blätter kann die Anlage und Füllung von Körnern verringern (Connor und Sadras, 1992). Zwar ist die Blattfläche als Parameter in den Felduntersuchungen nicht mit aufgenommen worden, jedoch zeigten die Versuche im Rahmen der

Optimierung der GA-Applikation diese Tendenz bei Sonnenblumen auf. Eine ähnliche Wirkung ist auch schon bei Bohnenpflanzen (*Phaseolus vulgaris* L.) bei Applikation von GA₃ (10^{-5} mol/l) festgestellt worden (Souza et al., 2010). Eine weitere Eingrenzung möglicher Ursachen ist an dieser Stelle jedoch auf Grundlage der zur Verfügung stehenden Daten nicht möglich.

Für weitere Untersuchungen wäre es interessant zu prüfen, inwieweit tatsächlich die Witterung eine Rolle bei der Beeinflussung des Gesamtfettgehaltes durch Gibberellin-behandlungen spielt und ob nur indirekt über eine Reifebeschleunigung durch eine GA₇-Applikation der Gesamtfettgehalt zu steigern ist. Zudem könnte die Prüfung höherer Gibberellinkonzentrationen bei Sonnenblume, Raps, Mais und Winterweizen, als auch wesentlich späterer Applikationszeitpunkte nach der Blüte (Sonnenblume, Raps, Winterweizen) neue Erkenntnisse zur positiven Beeinflussung der energierelevanten Inhaltsstoffe bringen.

4.5. Einfluss von Gibberellinen auf die Gesamtpflanzenbiomasse

Während die Erhebung der Gesamtpflanzenbiomasse im Feld für Chinaschilf und Mais der wichtigste Parameter war, erfolgte diese Ermittlung für die Kulturarten Winterweizen und Sonnenblume zusätzlich. Daneben wurden verschiedene die Gesamtpflanzenbiomasse beeinflussende Pflanzenparameter, wie Längenwachstum und Korbdurchmesser aufgenommen. Der Hauptschwerpunkt der vorliegenden Arbeit lag auf Mais, weswegen mit dieser Kulturart auch parallel weitere Untersuchungen in Gefäßversuchen stattfanden.

Es werden zunächst die wesentlichen Ergebnisse der Kulturarten diskutiert, wobei für die Kulturarten Sonnenblume und Mais sowohl die Ergebnisse aus den Feld- als auch Gefäßversuchen vergleichend betrachtet werden. Aufgrund der eingeschränkten Literatur zu Gibberellinanwendungen an den hier untersuchten Kulturarten erfolgt im Anschluss eine Diskussion unter Einbeziehung der vorhandenen Literatur zu anderen Kulturarten.

Grundsätzlich weisen die Ergebnisse auf eine unterschiedlich starke Wirksamkeit der Gibberelline GA₄ und GA₇ in Abhängigkeit von der Kulturart hin. Bei Winterweizen, Sonnenblume und Mais wurde durch die Applikationen von GA₄ bzw. GA₇ (5×10^{-5} mol/l) im Feld keine Veränderung der Gesamtpflanzenbiomasse sowie der Parameter Wuchslänge und/oder Korbdurchmesser hervorgerufen. Bei Chinaschilf bewirkte 2010 die dreifache GA₄-Applikation eine dauerhafte Steigerung des

Triebblängenwachstums im Vergleich zur Kontrolle und der Dreifachbehandlung mit GA₇, jedoch konnte dieses Ergebnis im zweiten Versuchsjahr (2011) nicht reproduziert werden. Mit dem gesteigerten Triebblängenwachstum durch GA₄ ging im Vergleich zur Kontrolle eine tendenziell und im Vergleich zu GA₇ eine signifikant gesteigerte Gesamtpflanzenbiomasse einher.

Im Rahmen der Vorversuche an Sonnenblumen (siehe 3.1.1) mit GA₃ sowie GA_{4/7} in höheren Konzentrationen ($1 \text{ bis } 1,5 \times 10^{-4} \text{ mol/l}$) als im Feld wurden signifikante Längenzuwachssteigerungen (GA_{4/7} > GA₃) und kleinere Körbe (GA_{4/7} < GA₃) beobachtet. Außerdem lag ein stärkerer Einfluss auf das Längenwachstum durch eine frühere Applikation (BBCH 12; 2-Blatt-Stadium) vor als bei einer späteren (BBCH 33; 3 gestreckte Internodien), wie sie auch im Feld gewählt wurde. In den Vorversuchen an Mais (siehe 3.1.2) mit GA₃ sowie GA_{4/7} in höheren Konzentrationen ($1 \text{ bis } 1,5 \times 10^{-4} \text{ mol/l}$) als im Feldversuch, jedoch bei vergleichbarem Applikationszeitpunkt (BBCH 18/31-32; 8-Blatt-Stadium mit 1 bzw. 2 Knoten), wurden signifikante Längenzuwachssteigerungen beobachtet, wobei hier die letzte Längenmessung zum Rispen-schieben erfolgt war und nicht zur Ernte (Silomaisreife: 28 - 35% TM). Somit kann eine Angleichung bis zur Silomaisreife nicht ausgeschlossen werden. Gleiches gilt auch für die beobachteten geringen Längenzuwächse zwischen 4 und 7,5 cm nach der AHL-Bodeninjektion mit 100 bzw. 200 ppm GA₃ sowie 200 ppm GA_{4/7}. Alle weiteren Vorversuche sowie parallel zu den Feldversuchen durchgeführten Gefäßversuche (siehe 3.3.) an Mais zeigten zumeist nur einen temporären Längenzuwachs.

Bei der Sonnenblume ist davon auszugehen, dass die negativen Effekte eines gesteigerten Längenwachstums und kleinerer Blütenkörbe im Feldversuch aufgrund der gewählten niedrigeren Gibberellinkonzentration ($5 \times 10^{-5} \text{ mol/l}$) sowie der späteren Applikationszeitpunkte nicht auftraten. Zumindest für die Ergebnisse zu den Applikationsterminen findet sich ein ähnlicher Hinweis in einer früheren Studie mit Sonnenblumen, in der der Nachweis erbracht wurde, dass eine Applikation von 150 ppm GA₃ (entspricht etwa $4 \times 10^{-4} \text{ mol/l}$) zur Blüte keinen Einfluss auf den Korbdurchmesser hatte (Beltrano et al., 1994).

Bei Mais legen die Vor- sowie parallel durchgeführten Gefäßversuche die Vermutung nahe, dass lediglich eine temporäre Gibberellinwirkung im Feld vorlag, so dass zur Ernte in beiden Feldjahren (2009/10, 2010/11) keine Steigerung der Gesamtpflanzenbiomasse nachgewiesen werden konnte. Ein möglicher Einfluss der geringer gewählten Gibberellinkonzentration kann jedoch auch nicht ausgeschlossen werden, da höhere

Gibberellinkonzentrationen in den Vorversuchen einen länger anhaltenden Längenzuwachs bis zum Rispschieben aufgezeigt hatten. Dabei mag auch die Ausbringungstechnik eine Rolle gespielt haben, da davon ausgegangen werden kann, dass die bei den Pflanzen angekommene Dosis mit der Spritzflasche (bei Gefäßversuchen) höher war als mit der Feldspritztechnik. Zu GA-Anwendungen an Mais gibt es grundsätzlich nur wenige Studien, die vergleichend herangezogen werden können. Zwei Studien zur GA₃-Anwendungen im Feld kommen zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen (Ghodrat et al., 2012; Naghashzadeh et al., 2009). In Untersuchungen zur GA₃-Applikation bis zu einer Konzentration von 250 ppm mit der Feldspritze zum 6/7-Blatt-Stadium bei der Maishybride BC 504 wurde zum Erntetermin keine Änderung der Pflanzenhöhe und des Kornertrags festgestellt (Naghashzadeh et al., 2009). Diese Beobachtungen gehen somit mit den Feldversuchsergebnissen der vorliegenden Arbeit mit GA₄ und GA₇ konform. In der anderen Studie mit der Maishybride SC 704 konnte hingegen mit einer GA₃-Applikation von 50 bzw. 100 ppm, mit einer Rückenspritze sowohl zum 4-6-Blatt-Stadium als auch zur Blüte appliziert, eine Kornertragssteigerung nachgewiesen werden, wobei die höhere Konzentration und späte Applikation zur Blüte größere Steigerungen bewirkten (Ghodrat et al., 2012). Bei beiden aufgeführten Studien handelt es sich um iranische Maishybriden, die unterschiedlichen Reifegruppen zugeordnet werden (Choukan, 2011). Die Hybride BC 504 gehört der mittleren bis späten Reifegruppe und die Hybride SC 704 der mittelspäten Reifegruppe an. Möglicherweise muss beim Mais mit sortenspezifisch abweichenden Ergebnissen gerechnet werden (pers. Mitteilung Dr. Michael Schröder, Valent BioScience Corp.). Es kann aber auch möglicherweise der bereits zuvor angesprochene Einfluss der Ausbringungstechnik als Ursache in Frage kommen.

Es ist davon auszugehen, dass der bei Chinaschilf durch die dreifache GA₄-Applikation verursachte dauerhafte Trieblängenzuwachs (2010) aufgrund von Zellstreckung und die tendenzielle Gesamtpflanzenbiomassesteigerung bei Chinaschilf und Mais (2010: GA₇-Applikation) durch die Vermehrung von Gefäßen im Phloem und/oder Xylem erfolgt sind. Grundsätzlich sind durch die Applikation bioaktiver Gibberelline schon Gesamtpflanzenbiomassesteigerungen an anderen Kulturarten wie Gras (Finn und Nielsen, 1959), Flachs (El-Shourbagy et al., 1995) und Waldkiefern (Wang et al., 1995) belegt. Zumeist waren diese positiven Effekte auf die Vermehrung und Streckung von Gefäßen im Phloem und/oder Xylem zurückgeführt worden. So konnte an Waldkiefern nachgewiesen werden, dass die Applikationen von GA_{4/7} (je 1 bzw. 3 mg pro Woche) über

10 Wochen bei dreijährigen Waldkiefern das Wachstum des Xylems förderte (Wang et al., 1995). Aber auch an anderen Kulturarten, wie Weintrauben (*Vitis vinifera* L.) (Marzouk und Kassem, 2011), Erdbeeren (*Fragaria* L.) (Sharma und Singh, 2009), Gurken (*Cucumis sativus* L.) (Batlang et al., 2006) und Staudensellerie (*Apium graveolens* L.) (Paspatis, 1995) sind durch unterschiedlichste Gibberellinbehandlungen Ertragssteigerungen im Sinne von Gesamtpflanzenbiomassesteigerungen belegt.

Andere neuere Ansätze zur Gesamtpflanzenbiomassesteigerung wie z.B. die Studien mit Pappelhybriden (*Populus tremula* L. x *P. tremuloides* Michx.) (Eriksson et al., 2000) und Tabak (*Nicotiana tabacum* L.) (Biemelt et al., 2004; Dayan et al., 2010) befassen sich mit der molekulargenetischen Beeinflussung des Gibberellinbiosyntheseweges in Pflanzen. In transgenen Pappelhybriden wurde durch die Überexpression der GA20-Oxidase eine endogene Zunahme an GA₁ und GA₄ induziert, mit der die Vermehrung und Streckung verholzter Gefäße einherging (Eriksson et al., 2000). Auch in Tabak führte die Überexpression an GA20-Oxidase (Biemelt et al., 2004; Dayan et al., 2010) sowie die Ausschaltung der GA2-Oxidase (Dayan et al., 2010) zu einer Wachstumssteigerung und Vermehrung lignifizierter Gefäße.

Für die jahresbedingt abweichenden Ergebnisse bei Chinaschilf gibt es verschiedene Erklärungsmöglichkeiten. Einerseits erfolgte lediglich im Jahr 2010 eine Düngung (40 kg N/ha, 200 kg/ha 40er Kornkali) der Fläche, während 2011 aufgrund des geringen Gesamtpflanzenbiomasseertrags des zweijährigen Pflanzenbestandes der Nährstoffentzug als so gering eingeschätzt wurde, dass auf eine Düngung verzichtet wurde. Schon in früheren Studien konnte an verschiedenen Kulturarten nachgewiesen werden, dass eine positive Interaktion zwischen Gibberellin und zugeführter Stickstoffmenge besteht (Alvim, 1960; Champéroux, 1962; Jansen, 1964; Khan et al., 1997; Khan et al., 2002b). So konnte zum Beispiel anhand von Braunen Senf (*Brassica juncea* L.) gezeigt werden, dass GA₃ (10⁻⁵ mol/l) nur kombiniert mit 80 kg N/ha bzw. 120 kg N/ha, nicht jedoch mit 0 bzw. 40 kg N/ha, die Gesamtpflanzenbiomasse steigerte (Khan et al., 1997).

Andererseits könnten jedoch auch Witterungseinflüsse eine Rolle gespielt und folglich zu diesen unterschiedlichen Ergebnissen geführt haben. Die Niederschlagsmengen differierten – unter Berücksichtigung der zusätzlichen Bewässerung in Trockenphasen – deutlich mit 444 mm (2010) im Vergleich zu 300 mm (2011) im Zeitraum von der ersten Applikation Anfang Mai bis Ende August, also in der Hauptwachstumsphase. Es ist bekannt, dass jährliche Unterschiede in den Niederschlagsmengen zu Unterschieden in der Gesamtpflanzenbiomassebildung beitragen können (Heaton et al., 2004). Somit

kann nicht ausgeschlossen werden, dass das Zusammenwirken der geringeren Stickversorgung sowie Wasserverfügbarkeit für diese beobachteten Unterschiede verantwortlich waren. Eine Steigerung des Gesamtpflanzenbiomasseertrags bei Chinaschilf aufgrund höherer Stickstoffdüngermengen und Zusatzbewässerung ist bereits beschrieben worden (Ercoli et al., 1999).

Der Schwerpunkt in der vorliegenden Arbeit wurde auf Untersuchungen an Mais gelegt. Nachfolgend werden die Ergebnisse dieser Versuche diskutiert. In allen Versuchsanstellungen mit Mais zeigte sich eine Abstufung in der Wirkungsstärke der applizierten Gibberelline in der Reihenfolge $GA_7 > GA_3 > GA_4$. Außerdem konnte die Wirkungsintensität durch Dreifachapplikation in wöchentlichen Intervallen weiter gesteigert werden, jedoch generell keine dauerhaft gesteigerte Wuchslänge erzielt werden.

Um die Ursache dieser zeitlichen Befristung des Effekts einzugrenzen, wurden zusätzliche Versuche konzipiert, die eine Bestimmung der endogenen Gibberellinhalte vor und nach erfolgter Gibberellinapplikation beinhalteten. Grundlage für diese weitergehenden Versuchsanstellungen ist die derzeitige Kenntnis über den Stoffwechsel der bisher bekannten bioaktiven Gibberelline (Gallego-Giraldo et al., 2008; Ma et al., 2011; Michelotti et al., 2009; Rieu et al., 2008a; Rieu et al., 2008b; Xiao et al., 2010; Zhang et al., 2007b). Vor diesem Hintergrund sollten die GA-Analysen einen Einblick in mögliche Regulationsmechanismen der Gehalte bioaktiver Gibberelline in Maisblättern geben und Anhaltspunkte für die Ursachen des ungewöhnlichen Wachstumsverhaltens der Maispflanzen bei exogener GA-Applikation liefern, also konkret die zumeist erfolgte starke Wuchsdepression ca. eine Woche nach GA-Applikation und die verstärkte Wachstumsförderung bei Mehrfachapplikation von GA.

Auf Basis der vorliegenden Ergebnisse wurden folgende zusätzliche Versuche mit dem Ziel einer stärkeren und ggf. dauerhaften Wachstumssteigerung durchgeführt:

1. Dreifache Gibberellinapplikation (10^{-5} mol/l GA_4 bzw. GA_7) in kurzen Intervallen von lediglich drei Tagen im 7/8-Blatt-Stadium (BBCH 17/18).
2. Einfache Gibberellinapplikation (10^{-4} mol/l GA_4) mit und ohne Wachstumshemmer Moddus ($1,4 \times 10^{-4}$ mol/l) im 7/8-Blatt-Stadium (BBCH 17/18).
3. Wiederholung des 2. Versuchs in Form einer vierfachen Applikation mit wöchentlichen Intervallen mit GA_4 + Moddus (je 10^{-4} mol/l).

Bei der Zugabe des Wachstumshemmers Moddus (Syngenta AG; mit dem Wirkstoff Trinexapac-ethyl) wird die Wirkung von GA_4 verstärkt und/oder verlängert, da die

GA2-Oxidasen, die für die Deaktivierung von GA₄ mittels 2β-Hydroxylierung verantwortlich sind, blockiert werden (siehe 1.3., Abb. 8). Dahingehend sind schon vielversprechende Studien an anderen Kulturen wie Garten-Levkoje (*Matthiola incana* L.) (Hisamatsu et al., 1998) und Garten-Rettich (*Raphanus sativus* L.) (Nishijima et al., 1998) durchgeführt worden, wobei die Wirkung von GA₄ durch den kombinierten Einsatz des Wachstumshemmers Prohexadion-Calcium, der die gleichen Enzyme hemmt wie Moddus, verstärkt wurde. Die Ergebnisse werden nachfolgend diskutiert, wobei die beobachteten Wachstumsreaktionen nach den verschiedenen Behandlungen anhand der analysierten endogenen GA-Gehalte auf molekularbiologischer Ebene erklärt werden sollen. Dabei werden alle drei Versuchsteile weitestgehend zusammen abgehandelt.

In den Analysen der Maisblätter waren GA₁ und GA₄ als bioaktive Gibberelline detektiert worden. Die Anwesenheit beider bioaktiver Gibberelline GA₁ und GA₄ deckt sich mit den Angaben früherer Studien (Fujioka et al., 1988b; Kobayashi et al., 1993). Damit werden die Ergebnisse von Fujioka et al. (1988b) bestätigt, dass in Mais beide Gibberellin-Synthese-Wege, sowohl der 13-Hydroxylierungs- als auch der Nicht-13-Hydroxylierungsweg vorliegen. Die ermittelte Höhe der endogenen Gehalte an GA₁ und GA₄ als auch die der untersuchten Vorstufen (GA₄₄, GA₁₉, GA₂₀) deuten jedoch darauf hin, dass der zu GA₄ führende Nicht-13-Hydroxylierungsweg eher eine untergeordnete Rolle spielt. Hinzu kommt, dass in den Maisblättern – unabhängig von der Behandlung mit Gibberellinen oder dem Wachstumshemmer Moddus – ein relativ konstanter Pool an GA₁₉ (Vorstufe von GA₁) aufrechterhalten wurde. Diese Beobachtung bestärkt die Annahme, dass der 13-Hydroxylierungsweg den Hauptsyntheseweg der Gibberelline in Mais darstellt. Entsprechende Beobachtungen eines gleichbleibend hohen GA₁₉-Pools trotz Gibberellinapplikation wurden auch für die Kulturarten Weizen (Appleford et al., 2006; Appleford und Lenton, 1991) und Erbse (Ross et al., 2003) beschrieben. Mit dem Wissen um den Hauptsyntheseweg der Gibberelline in Mais lassen sich die Veränderungen der endogenen Gibberellinergehalte innerhalb der Maisblätter besser einordnen. Es sind darüber hinaus aber auch schon andere bioaktive Gibberelline wie GA₃ und GA₅ in jungen Maispflanzen detektiert worden (Fujioka et al., 1990), welche jedoch in der vorliegenden Arbeit nicht analysiert wurden, da sich auf die vor- und nachgelagerten Metabolite von GA₁ und GA₄ konzentriert wurde.

GA₃₄ und GA₈, die durch GA2-Oxidasen mittels 2β-Hydroxylierung inaktivierten Formen von GA₄ und GA₁, lagen unterhalb der Nachweisgrenze und scheinen sich

somit in den Maisblättern nicht zu akkumulieren. Möglicherweise findet der Abbau zu diesen Metaboliten bei Mais ausschließlich in anderen Organen als den Blättern statt. Eine organspezifische Expression von GA2-Oxidasen ist für andere Kulturarten schon beschrieben worden. So zeigten Untersuchungen an Pappeln, dass die Expression der GA2-Oxidasen *PtGA2ox4* und *PtGA2ox5* im Stängel und in den Wurzeln erfolgt, die von *PtGA2ox2* und *PtGA2ox7* aber nur in den Wurzeln (Gou et al., 2011). In Kürbis ist die Expression von *CmGA2ox1* wurzelspezifisch (Lange et al., 2005), während im Reis die Expression von *OsGA2ox1* in der Sprossspitze und den Wurzeln, nicht aber in den Blättern und im Stängel erfolgt (Sakamoto et al., 2001).

Diese Form der Inaktivierung bioaktiver Gibberelline nach einer Gibberellinapplikation über eine Feedback-Regulation, die zur vermehrten Expression der GA2-Oxidasen führt, ist oft in der Literatur, beispielsweise an Jungpflanzen anderer Kulturarten wie Tabak (Gallego-Giraldo et al., 2008) und Reis (Sakai et al., 2003) nachgewiesen worden. Das Alter der Pflanzen in diesen Versuchen stellt eine weitere mögliche Ursache des Fehlens von GA₃₄ und GA₈ dar. Das Alter der geernteten Maisblätter entsprach keinem ganz jungen Gewebe, so dass eine schnellere Metabolisierung der direkten Abbauprodukte GA₃₄ und GA₈ der beiden aktiven Gibberelline GA₄ und GA₁ als mögliche Ursache der mangelnden Detektierbarkeit denkbar ist. Diese Erklärung lässt sich durch die Tatsache stützen, dass für älteres Gewebe in der Literatur eine höhere Aktivität von GA2-Oxidasen beschrieben ist (Ross et al., 2003).

Die Dreifachapplikation von je 10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ rief im Vergleich zur Einfachapplikation von 10^{-4} mol/l GA₄ eine stärkere Wachstumssteigerung bei Mais hervor; jedoch war diese, wie schon in den vorangegangenen Versuchen, nicht von Dauer. Des Weiteren wurde beim Vergleich der Gibberellinarten GA₇ und GA₄ die stärkere Wirkungsintensität von GA₇ nochmals bestätigt. Frühere Versuche belegen ebenfalls für GA₇ und GA₃ eine höhere biologische Aktivität im Vergleich zu GA₄ und GA₁ (Crozier et al., 1970; Nitsch und Nitsch, 1962), wodurch das vorangestellte Ergebnis gestützt wird. Drei Tage nach Applikation gingen mit den gleichstarken Wachstumssteigerungen durch 10^{-4} mol/l GA₄ eine Verdreifachung und durch 10^{-5} mol/l GA₇ eine Verdoppelung des GA₁-Gehaltes einher, während die nicht signifikante geringe Wachstumssteigerung durch 10^{-5} mol/l GA₄ nur mit einer leichten Erhöhung des GA₁-Gehaltes korrelierte. Da in GA₇ eine Verunreinigung mit etwa 10% GA₄ detektiert wurde, ist vermutlich darin die Ursache für die gestiegenen GA₁-Gehalte zu sehen.

Somit scheint doch in erster Linie die per se vorhandene physiologische Aktivität von GA₄ und GA₇ den entscheidenden Einfluss auf das Längenwachstum zu haben und der Anstieg des endogenen GA₁-Gehaltes, aufgrund von Umwandlung aus GA₄ und vermehrter Synthese, kann hier nur als ein zusätzlicher Anhaltspunkt mit bedingter Aussagekraft herangezogen werden, um Rückschlüsse auf die Längenwachstumssteigerung ziehen zu können. Die enormen Anstiege der GA₁-Gehalte weisen auf eine anfängliche positive Feedforward-Regulation der GA13-Oxidase hin. Generell ist in Mais die Umwandlung von GA₄ in GA₁ durch eine GA13-Oxidase schon beschrieben (Kobayashi et al., 1993). Bislang ist jedoch nur für Reis eine positive Feedforward-Regulation der GA13-Oxidase nach Behandlung mit den bioaktiven GAs GA₃ und GA₄ nachgewiesen (Magome et al., 2013).

Hinweise für eine gleichzeitige negative Feedback-Regulation der GA20-Oxidasen sowie GA3-Oxidasen geben die veränderten Gehalte der GA-Vorstufen. So waren in den Maisblättern der GA₇-Variante die Mengen der GA₁-Vorstufen GA₄₄ und GA₂₀ verringert und die des GA₁₉ erhöht, beides Indizien für eine negative Feedback-Regulation von GA20-Oxidasen und der GA3-Oxidase. Diese negative Feedback-Regulation schien nach der GA₄-Applikation (10^{-4} mol/l) etwas schwächer ausgeprägt zu sein, da der endogene GA₁₉-Gehalt anders als nach der GA₇-Applikation nur leicht erhöht war.

10 Tage nach der GA₄-Einfachapplikation (10^{-4} mol/l) waren die Wuchshöhen im Vergleich zur Kontrolle sowie die endogenen GA-Gehalte (mit Ausnahme eines leicht erhöhten GA₁₉-Gehaltes) gleichwertig. Dies lässt sich nur so erklären, dass GA₄ anfänglich eine Wachstumssteigerung induzierte. Die damit einhergehende negative Feedback-Regulation der GA20-Oxidasen sowie GA3-Oxidase zeigte erst verzögert eine Auswirkung auf das Wachstum zwischen dem 3. und 10. Tag nach der Applikation; in Form einer Wachstumsdepression. In dieser Zeit regulierte die Pflanze auch die Aktivität der Dioxygenasen wieder auf ein normales Niveau. Auch die leicht erhöhten GA₁₉-Werte 10 Tage nach der Applikation könnten auf eine beginnende Normalisierung des Gibberellinhaushaltes hindeuten und ein damit einhergehendes Zurückkehren zu einem normalen Wachstum.

Bei der Dreifachapplikation waren am 10. Tag nach erster Applikation (entspricht drei Tage nach dritter Applikation) anhand der endogenen GA-Gehalte negative Feedback-Regulationen angenommen worden, wobei es in Abhängigkeit von der Gibberellinart (GA₄ bzw. GA₇) deutliche Unterschiede gab. Während durch GA₇ mit Ausnahme von GA₁₉ die Gehalte aller Produkte der GA20-Oxidase (GA₄₄, GA₂₀, GA₁₇) sowie GA₁ als

Produkt der GA3-Oxidase unter die Nachweisgrenze gesunken waren, war durch GA₄ der Gehalt der Vorstufe GA₁₉ und des bioaktiven GA₁ erhöht und GA₄₄, GA₂₀ und GA₁₇ verringert. Aus diesen Beobachtungen lassen sich zwei Annahmen ableiten: Erstens scheint GA₇ im Vergleich zu dreifach appliziertem GA₄ eine wesentlich stärkere oder länger anhaltende negative Feedback-Regulation der Enzyme GA20-Oxidasen und GA3-Oxidase zu bewirken, welche die Umwandlung von GA₂₀ zu GA₁ katalysieren. Daraus kann geschlussfolgert werden, dass GA₇ aufgrund seiner scheinbar höheren Wirksamkeit per se auch eine stärkere Feedback-Regulation bewirkt, da für die Pflanze keine Notwendigkeit mehr besteht, selbst endogen bioaktives GA₁ zu synthetisieren. Zweitens scheinen die GA20-Oxidasen in Mais unterschiedlich stark reguliert zu werden, zumal die Aktivität der GA20-Oxidase, die die Umwandlung von GA₄₄ zu GA₁₉ reguliert, offenbar nicht entscheidend durch die Applikation von GA₇ bzw. GA₄ beeinflusst wurde. Diese unterschiedlich starke Expression von Mitgliedern einer Multigenfamilie ist nicht ungewöhnlich. Bislang wurden in Mais fünf GA20-Oxidasegene (*ZmGA20ox1-5*) identifiziert und für drei (*ZmGA20ox1*, *ZmGA20ox4*, *ZmGA20ox5*) davon nach einer GA₃-Saatgutbehandlung in der Keimphase Unterschiede in Expressionsstärke und -zeitpunkt nachgewiesen (Song et al., 2011). Auch für Arabidopsis sind unterschiedlich starke Expressionen der GA20-Oxidasen *AtGA20ox1-5* in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand beschrieben worden (Rieu et al., 2008b).

Wie eingangs erwähnt hemmt der Wachstumshemmer Moddus (Syngenta AG) die Schlüsselenzyme GA20-, GA3- und GA2-Oxidasen in der Gibberellinbiosynthese (Rademacher, 2000). So korrelierte die Wachstumsdepression durch Moddus spezifisch mit verringertem GA₁-Gehalt als Produkt der GA3-Oxidase bis unterhalb der Nachweisgrenze, während GA₄ als weiteres bioaktives Gibberellin unverändert blieb. Zwar ist in Mais-Mutanten für GA₄ und GA₁ eine gleichwertige biologische Aktivität belegt (Kobayashi et al., 1993; Spray et al., 1996), jedoch scheint ausgehend von diesen Ergebnissen GA₁ für das Längenwachstum wichtiger zu sein als GA₄. Da das durch 2β-Hydroxylierung (GA2-Oxidasen) inaktivierte Gibberellin GA₃₄ (aus GA₄) grundsätzlich nicht nachzuweisen war, konnte auch keine Hemmung der GA2-Oxidasen anhand einer Gehaltsänderung dieses Gibberellins und damit ein Entgegenwirken einer Inaktivierung von GA₄ zu GA₃₄ durch Moddus bei der Applikation mit GA₄ nachgewiesen werden.

Bei der Einfachapplikation zeigten sowohl die GA₄- als auch GA₄ + Moddus-Variante bis zum dritten Tag nach der Applikation eine gleichwertige Wachstumssteigerung von

ca. 4 cm auf. Zu diesem Zeitpunkt konnte in den Blättern der Variante GA₄ + Moddus im Vergleich zur GA₄-Variante eine Erhöhung des endogenen GA₁-Gehaltes nachgewiesen werden, was auf eine positive Feedforward-Regulation der GA13-Oxidase, welche nicht durch Moddus gehemmt wird, bei gleichzeitiger Hemmung der GA2-Oxidasen hinweist. Zudem zeigte sich bei der GA₄ + Moddus-Variante auch eine Erhöhung des endogenen GA₁₉-Gehaltes, was für eine für Moddus typische Hemmung der dem GA₁₉ nachgelagerten GA20- und GA3-Oxidasen spricht, die bei alleinigem Einsatz von Moddus zur Reduktion des GA₁-Gehaltes führt und auch geführt hat. Die erwünschte Wirkung des Schutzes vor der Inaktivierung exogen applizierten GA₄ (Hisamatsu et al., 1998; King et al., 2008; Nishijima et al., 1998) kam somit scheinbar zwar zum Tragen, jedoch ohne ersichtliche höhere Wachstumssteigerung bei der GA₄ + Moddus-Variante im Vergleich zur GA₄-Variante, möglicherweise aufgrund des Konzentrationsverhältnisses von GA₄ (10^{-4} mol/l) zu Moddus ($1,4 \times 10^{-4}$ mol/l).

Erst im Rahmen der Vierfachapplikation konnte schon nach zweifacher bzw. dreifacher Applikation von GA₄ + Moddus (je 10^{-4} mol/l) diese erwartete stärkere Wachstumssteigerung im Vergleich zur GA₄-Variante erzielt werden. Der wesentliche Grund für diesen späten Effekt scheint die grundsätzlich geringere Wirksamkeit von GA₄ im Vergleich zu GA₃ bzw. GA₇ in Mais zu sein, so dass bei einer Einfachapplikation, selbst kombiniert mit Moddus und dem daraus folgenden Schutz vor der GA₄-Inaktivierung durch 2 β -Hydroxylierung, kein gesteigertes Wachstum resultieren konnte. Der über die Zeit angenommene stabilisierte Pool an GA₄ durch Moddus scheint zum Teil auch zur Kompensation des nicht synthetisierten GA₁ durch die von Moddus bedingte Hemmung der GA20- und GA3-Oxidasen genutzt worden zu sein. Bei der mehrfachen Applikation wird jedoch ein größerer Pool an GA₄ aufgebaut, durch den der Wachstumsvorteil gegenüber der alleinigen GA₄-Applikation erklärt werden könnte. Somit blieb der Wachstumsunterschied zwischen der GA₄ (10^{-4} mol/l) und GA₄ + Moddus (je 10^{-4} mol/l)-Variante durch die nachfolgenden Applikationen über 25 Tage (1. Versuch) bzw. 13 Tage (2. Versuch) erhalten. Danach glichen sich die Wuchslängen beider Varianten wieder aneinander und im ersten Versuch letztendlich auch an die Kontrolle an.

Alle hier aufgeführten Beobachtungen bezüglich der endogenen GA-Gehalte und die daraus abgeleiteten Schlussfolgerungen sind zum Teil in der Literatur auch an anderen Kulturarten größtenteils nach GA₃-Applikation beschrieben worden. So konnten beispielsweise an Erbsenkeimlingen nach mehrfacher GA₃-Applikation verringerte GA₁-Gehalte sowie erhöhte GA₂₀ und GA₁₉-Gehalte ermittelt werden (Martin et al.,

1996). Ebenso konnte ebenfalls bei *Arabidopsis* nach GA₃-Applikation eine negative Feedbackregulation in Form einer verminderten Expression der GA20-Oxidasegene (Phillips et al., 1995; Thomas et al., 1999) sowie GA3-Oxidasegene (Thomas et al., 1999) nachgewiesen werden.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass bei Mais nach einer Gibberellinapplikation scheinbar kurzfristig eine positive Feedforward-Regulation der GA13-Oxidase erfolgt, welche die Umwandlung von GA₄ zu GA₁ katalysiert. Diese Regulation steht, neben der durch die Gibberellinart von Natur aus gegebenen Bioaktivität, anscheinend mit einem kurzzeitigen Wachstumsschub in Verbindung. Gleichzeitig erfolgt jedoch eine negative Feedback-Regulation der GA20-Oxidasen und der GA3-Oxidase, welche die Synthese von GA₁ und dessen Vorstufen katalysieren. Diese Regulation zeigt verzögert Auswirkungen auf das Maiswachstum, so dass es zwischenzeitlich sogar zu einer Wachstumsdepression kommt, der Wachstumsunterschied sich somit wieder nivelliert und die Pflanze anschließend normal weiterwächst. Dabei war auffällig, dass mit steigender Wirksamkeit des Gibberellins (GA₇ > GA₄) auch die Stärke der bewirkten negativen Feedback-Regulation zunahm, so dass GA₇ zwar aufgrund seiner stärkeren Wirksamkeit gegenüber GA₄ zu einem stärkeren, jedoch auch nur temporären Wachstumsschub führte. Eine dreifache Applikation in kurzen Intervallen von drei Tagen von GA₄ bzw. GA₇ in geringer Konzentration (je 10⁻⁵ mol/l) führte zu einer stärkeren Wachstumssteigerung als eine einfache GA₄-Applikation einer deutlich höheren Konzentration (10⁻⁴ mol/l), jedoch war diese Wachstumssteigerung ebenfalls nicht von Dauer. Die Beobachtung der stärkeren Wachstumssteigerung durch Mehrfachapplikation begründet sich somit auf ein immer wieder erneuertes Angebot an per se bioaktivem Gibberellin in kurzen Abständen, das zwar fortlaufend das Wachstum fördert, jedoch aufgrund der zuvor geschilderten nach sich ziehenden starken negativen Feedback-Regulation nur temporär anhält. Somit scheint insgesamt innerhalb der Maispflanze im Zuge der Homöostase immer wieder aufs Neue eine Gegenregulation bezüglich des Gibberellinhaushaltes eingetreten zu sein, die so stark ausgeprägt war, dass keine dauerhaften Wachstumssteigerungen zu beobachten waren.

Erst eine mehrmalige Applikation von GA₄ und Moddus führt zu einem stärkeren Wachstumsanstieg als eine alleinige GA₄-Applikation. Dies beruht scheinbar darauf, dass GA₄ zum Teil zur Kompensation des nicht synthetisierten GA₁ genutzt wird sowie auf der geringen Wirksamkeit von GA₄ in Mais. Eine dauerhafte Wachstumssteigerung konnte jedoch auch durch den Zusatz von Moddus nicht erreicht werden.

Aus den vorstehend genannten Gründen lässt sich die Hypothese ableiten, dass für eine signifikante Erhöhung des Pflanzenwachstums und des Gesamtpflanzenbiomasseertrages eine durchgängige Anwendung von GA₄ bzw. GA₇ in einem Intervall von drei bis sieben Tagen bis zum Ende des vegetativen Wachstums notwendig ist. Ausgehend von den vorliegenden Ergebnissen scheint für Chinaschilf GA₄ und für Mais GA₇ aussichtsreicher zu sein. Das Pflanzenstadium, in dem mit der Anwendung begonnen werden sollte, ist dabei ein entscheidender Faktor; GA-Applikationen werden vermutlich am effektivsten sein, wenn sich die Pflanzen in der Hauptwachstumsphase (Streckungswachstum) befinden.

5. Zusammenfassung und Ausblick

Ziel der Arbeit war es festzustellen, ob durch den Einsatz aktiver Vertreter des Phytohormons Gibberellin (GA) ein Beitrag zur Optimierung des Energiepflanzenanbaus in Form einer Gesamtpflanzenbiomassesteigerung und/oder Erhöhung des Anteils energie-relevanter Inhaltsstoffe geleistet werden kann. Aus ökologischer und ökonomischer Sicht ist es sinnvoll und notwendig, mittelfristig Wege der Optimierung des Energiepflanzenanbaus zu prüfen, da die Bioenergie-Potentiale in Deutschland vor allem durch Nutzungskonkurrenzen begrenzt sind.

Als unter dem Aspekt der energetischen Verwertung interessante landwirtschaftliche Kulturarten wurden Winterweizen (*Triticum aestivum* L.), Winter- bzw. Sommerraps (*Brassica napus* L.), Mais (*Zea mays* L.), Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.) sowie Chinaschilf (*Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Hack.) für die Untersuchungen ausgewählt. Getestet wurden die bioaktiven Gibberelline GA₄, GA₇, GA₁, GA₅ sowie die kommerziell erhältlichen Gibberellinpräparate GA₃ und GA_{4/7}, wobei der Vergleich der Gibberelline GA₄ und GA₇ aufgrund ihrer nachgesagten unterschiedlichen Wirkungsstärke und -länge im Mittelpunkt der Untersuchungen stand. Es wurden verschiedene Formulierungen, Gibberellinkonzentrationen, Applikationsarten, -termine und -häufigkeiten untersucht. Nachfolgend werden die im Rahmen dieser Arbeit aufgestellten Fragestellungen zusammenfassend beantwortet.

- Wie, in welcher Formulierung, zu welchem Zeitpunkt, in welcher Konzentration und wie häufig müssen Gibberelline bei den jeweiligen Kulturarten appliziert werden?

Eine Blattapplikation hat sich bei den Vorversuchen mit Sonnenblumen und Mais im Sinne der Gibberellinwirkung sowie der einzusetzenden Gibberellinkonzentration als effektiver rausgestellt als eine Wurzelapplikationen über eine Gießlösung bzw. Bodeninjektion einer Ammonium-Harnstoff-Lösung. Weiterhin hat sich für die Blattapplikation die Formulierung einer wässrigen Blattdüngelösung mit den Bestandteilen 1 g/l Ammoniumsulfat, 1 g/l Zitronensäure sowie für die bessere Benetzung 0,05% eines haushaltsüblichen Tensids bewährt.

Der Zeitpunkt und die Häufigkeit der Applikation werden durch das erwünschte Ziel bestimmt. So erreicht man eine deutliche Blühverfrühung sowie eine stärkere Förderung des Längenwachstums bei der Sonnenblume durch eine frühere Gibberellinapplikation (BBCH 12, 2-Blatt-Stadium). Für eine Wachstumssteigerung ist grundsätzlich eine Mehrfachapplikation mit geringeren Konzentrationen zielführender als eine einfache

Applikation mit einer höheren Gibberellinkonzentration. Die Gibberellinkonzentration hat einen Einfluss auf die Intensität, nicht aber auf die Dauer der Gibberellinwirkung, wobei oberhalb von 50 ppm (für GA₃ ca. $1,3 \times 10^{-4}$ mol/l, für GA_{4/7} ca. $1,5 \times 10^{-4}$ mol/l) Gibberellin speziell bei Chinaschilf keine zusätzliche Wachstumssteigerung mehr erfolgt.

- Welche Wirkung besitzen kommerziell erhältliche Gibberelline (GA₃, GA_{4/7}) und isolierte, bioaktive Gibberelline (GA₄, GA₇) auf den Gesamtpflanzenbiomasse- bzw. Kornertrag, den Anteil energierelevanter Inhaltsstoffe sowie den Blühzeitpunkt und die Abreifedauer?

Eine Gesamtpflanzenbiomassesteigerung mit Hilfe von Gibberellinapplikationen war nur tendenziell bei Chinaschilf mit dreifach appliziertem GA₄ (je 5×10^{-5} mol/l) feststellbar. Der Kornertrag wurde durch keine der Gibberellinapplikationen (5×10^{-5} mol/l) beeinflusst, lediglich der Ertragsparameter Tausendkorngewicht von Winterraps wurde einjährig durch die GA₇-Applikation zu Blühbeginn erhöht. Es gibt jedoch Anhaltspunkte dafür, dass höhere Konzentrationen und spätere Applikationstermine eine stärkere Wirkung auf den Kornertrag von Winterweizen und Sonnenblume erzielen könnten, während bei Raps eine frühere Applikation zur Synchronisierung der Blüte und vermehrten Schotenentwicklung beitragen könnte. Der Anteil der energierelevanten Inhaltsstoffe wurde nur bei der Sonnenblume durch Gibberellinapplikation (GA₄, GA₇; jeweils 5×10^{-5} mol/l), wenn auch nicht in eindeutiger Art und Weise, beeinflusst. In Abhängigkeit von Gibberellinart und Applikationszeitpunkt können im Gesamtfettgehalt sowie im Fettsäurespektrum kleinere Veränderungen induziert werden. Die Beeinflussung des Rohproteingehaltes ist im Wesentlichen von der Gibberellinart und nicht vom Applikationszeitpunkt abhängig. Als positive Wirkung lässt sich festhalten, dass unter suboptimalen Abreifebedingungen (kühlere Temperaturen, mehr Niederschlag, geringere Globalstrahlung) nach Einfachapplikation von GA₇ (5×10^{-5} mol/l) zum Sternstadium (BBCH 51) eine Blüh- und Reifeverfrühung erfolgte.

- Wie verändern sich die endogenen Gibberellinergehalte in Mais nach mehrfacher Behandlung mit den bioaktiven Gibberellinen GA₄ und GA₇ bzw. nach kombinierter Behandlung mit GA₄ und dem Wachstumshemmer Moddus und was lässt sich daraus für die Gibberellinbiosynthese in Mais ableiten?

In der vorliegenden Arbeit wurde bei Mais nach GA-Applikationen zumeist ein Wachstumsverlauf in Form eines Wachstumsanstiegs und anschließenden Wiedereinlenkens

auf Kontrollniveau nach ca. 2 Wochen beobachtet. Während des kurzzeitigen Wachstumsschubs nach Gibberellinapplikation wiesen die Maisblätter zunächst gesteigerte endogene GA₁-Gehalte auf, die auf eine kurzfristige positive Feedforward-Regulation der GA13-Oxidase (katalysiert Umwandlung von GA₄ zu GA₁) zurückgeführt wird. Die zu diesem Zeitpunkt erhöhten endogenen GA₁₉-Gehalte sowie verringerten endogenen Gehalte der Vorstufen GA₄₄ und GA₂₀ sind hingegen ein Hinweis auf eine negative Feedback-Regulation der GA20-Oxidasen sowie GA3-Oxidase. Die Stärke der Regulation der endogenen GA-Gehalte wurde maßgeblich von der Gibberellinart und -konzentration bestimmt. Die anschließende starke Wachstumsdepression konnte mit der Abnahme der endogenen Gehalte an GA₁ sowie dessen Vorstufen (GA₄₄, GA₂₀) in Zusammenhang gebracht werden, was auf eine starke negative Feedback-Regulation der involvierten GA20-Oxidasen sowie GA3-Oxidase schließen ließ. Auffällig war, dass mit zunehmender wachstumssteigernder Wirkung des Gibberellins (GA₇ > GA₄) auch die Stärke der bewirkten negativen Feedback-Regulation zunahm, so dass GA₇ gegenüber GA₄ lediglich temporär zu einem stärkeren Wachstumsschub führte.

Erst eine mehrmalige Applikation von GA₄ in Kombination mit Moddus führte zu einem stärkeren Wachstumsanstieg im Vergleich zur alleinigen Applikation von GA₄, vermutlich aufgrund der geringen Wirksamkeit von GA₄ in Mais, so dass erst ein größerer aufgebauter stabilisierter Pool an GA₄ diesen Wachstumsvorteil gegenüber der alleinigen GA₄-Applikation bewirkt hat. Daraus wurde geschlossen, dass der Abbau von GA₄ mittels GA2-Oxidasen durch Moddus blockiert wurde. Zur Absicherung dieser physiologischen Überlegungen sind jedoch weitere Untersuchungen an der gesamten Maispflanze nötig. Diese sollten zum Beispiel die Blockierung bestimmter Dioxygenasen sowie entsprechende Analysen zu deren Aktivitäten, vergleichende Applikationen mit GA₁ sowie Analysen weiterer endogener Gibberelline, wie beispielsweise GA₃, beinhalten.

Zusammenfassend zeigen die Versuche zur Optimierung des Energiepflanzenanbaus durch Gibberellinapplikation im Sinne einer Gesamtpflanzenbiomasse- bzw. Ertragssteigerung sowie Zunahme energierelevanter Inhaltsstoffe tendenziell ein Potential für den Gibberellineinsatz in der landwirtschaftlichen Praxis auf. Als grundsätzlich positiv zu bewerten ist die Möglichkeit einer Abreifeverfrühung bei gleichzeitiger Ölgehaltssteigerung bei der Sonnenblume durch GA₇. Eine Abreifeverfrühung kann zu einer Ertragsstabilisierung, besonders auf Grenzstandorten wie z. B. Braunschweig beitragen, da aus einer früheren Reife auch eine frühere Ernte resultiert, denn diese bedeutet eine

Verkürzung der Standzeit im feuchten Herbst, wodurch das Risiko eines Pilzbefalls (*Sclerotinia sclerotiorum*, *Botritis* spp.) und damit einhergehender Ertragsausfälle reduziert werden kann. Zur Bestätigung des Effektes der Blüh- und Abreifeverfrühung sind jedoch noch weitere Untersuchungen notwendig.

Da in Feldversuchen nur tendenziell eine Gesamtpflanzenbiomassesteigerung erzielt werden konnte, wird vermutet, dass für eine signifikante Erhöhung des Gesamtpflanzenbiomasseertrages eine durchgängige Anwendung von GA₄ bzw. GA₇ in kurzen Intervallen von drei bis sieben Tagen bis zum Ende des vegetativen Wachstums notwendig ist. Mit dem jetzigen Wissensstand ist jedoch ein derartig aufwändiger GA-Einsatz aus pflanzenbaulicher, arbeits- und insbesondere betriebswirtschaftlicher Sicht wenig sinnvoll. Grund dafür ist das bisher mangelnde Wissen über die Höhe des möglichen Mehrertrags, die Kosten der Gibberelline und deren Ausbringung sowie über die Höhe der Ertragseinbußen durch die sehr späten Überfahrten und die langjährigen Auswirkungen. Außerdem sind dem Überfahren mit einem Spritzgestänge höhenmäßig Grenzen gesetzt, wenn nicht teure Spezialmaschinen eingesetzt werden sollen. Auch in diesem Zusammenhang können weitere Untersuchungen aufschlussreich sein.

Neben der Applikation von Gibberellinen auf wachsende Pflanzenbestände sollte auch den Forschungsansätzen zur endogenen Steuerung des Spiegels bioaktiver Gibberelline durch molekulargenetische Beeinflussung des GA-Stoffwechsels Beachtung geschenkt werden. Gerade im Hinblick auf ein gesichertes und reproduzierbares Ergebnis könnte die molekulargenetische Beeinflussung zielführender sein, wenngleich dieser Weg auch kosten- und zeitintensiver ist und trotz intensiver Bemühungen in den letzten Jahren an unterschiedlichen Kulturarten bisher nicht realisiert werden konnte. Mögliche Beispiele der Beeinflussung der Gibberellinbiosynthese auf molekularbiologischer Ebene sind die Ausschaltung (Silencing) der GA2-Oxidasen, wodurch eine Inaktivierung der bioaktiven Gibberelline GA₁ und GA₄ dauerhaft gewährleistet werden könnte, eine Überexpression der GA20- Oxidasen und GA3-Oxidase, was zu einer endogenen Steigerung an GA₁ und GA₄ führt oder die Inaktivierung der DELLA-Proteine (Repressoren), wodurch die negative Feedback-Regulation nach einer Gibberellinapplikation in einem geringerem Ausmaß erfolgt.

Literaturverzeichnis

- Aach H, Bode H, Robinson DG, Graebe JE. *ent*-Kaurene synthase is located in proplastids of meristematic shoot tissues. *Planta* (1997) 202:211-219.
- Aach H, Böse G, Graebe JE. *ent*-Kaurene biosynthesis in a cell-free system from wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings and the localisation of *ent*-kaurene synthetase in plastids of three species. *Planta* (1995) 197:333-342.
- Achard P, Gusti A, Cheminant S, Alioua M, Dhondt S, Coppens F, Beemster GTS, Genschik P. Gibberellin Signaling Controls Cell Proliferation Rate in *Arabidopsis*. *Curr Biol* (2009) 19:1188-1193.
- AGEE-Stat. Zeitreihen zur Entwicklung der erneuerbaren Energien in Deutschland. http://www.erneuerbare-energien.de/fileadmin/Daten_EE/Bilder_Startseite/Bilder_Datenservice/PDFs_XLS/ee-energiedaten_ohne_formeln_2012.pdf (2013). (abgerufen am 20.09.2013)
- Akter A, Ali E, Islam MMZ, Karim R, Razzaque AHM. Effect of GA3 on growth and yield of mustard. *International Journal of Sustainable Crop Production* (2007) 2:16-20.
- Al-Gharbi AS, Yousif IR. Effect of different nitrogen sources and the interaction between nitrogen levels and growth regulators on the growth and protein and oil percentage in sunflower (*Helianthus annuus* L. (Peredovik)). *Zanco* (1989) 2:51-68.
- Almeida JAS, Pereira MFDA. The control of flower initiation by gibberellin in *Helianthus annuus* L (sunflower), a non-photoperiodic plant. *Plant Growth Regul* (1996) 19:109-115.
- Alos E, Cercos M, Rodrigo MJ, Zacarias L, Talon M. Regulation of color break in citrus fruits. Changes in pigment profiling and gene expression induced by gibberellins and nitrate, two ripening retardants. *J Agr Food Chem* (2006) 54:4888-4895.
- Alvim PDT. Net Assimilation Rate and Growth Behavior of Beans as Affected by Gibberellic Acid Urea and Sugar Sprays. *Plant Physiol* (1960) 35:285-288.
- Appleford NEJ, Evans DJ, Lenton JR, Gaskin P, Croker SJ, Devos KM, Phillips AL, Hedden P. Function and transcript analysis of gibberellin-biosynthetic enzymes in wheat. *Planta* (2006) 223:568-582.
- Appleford NEJ, Lenton JR. Gibberellins and Leaf Expansion in near-Isogenic Wheat Lines Containing Rht1 and Rht3 Dwarfing Alleles. *Planta* (1991) 183:229-236.
- Bashist DP. Effect of gibberellic acid on nitrate utilization in sesamum indicum seedlings. In: *Proceedings of the Indian Academy of Sciences-Plant Sciences* (1988). 419-424.
- Batlang U, Emongor VE, Pule-Meulenburg F. Effect of benzyladenine plus gibberellins and gibberellic acid on yield and yield components of cucumber (*Cucumis sativus* L. cv. 'tempo'). *Journal of Agronomy* (2006) 5:418-423.
- Beltrano J, Caldiz DO, Barreyro R, Vallduvi GS, Bezus R. Effects of foliar applied gibberellic acid and benzyladenine upon yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Growth Regul* (1994) 15:101-106.
- Biemelt S, Tschiersch H, Sonnewald U. Impact of altered gibberellin metabolism on biomass accumulation, lignin biosynthesis, and photosynthesis in transgenic tobacco plants. *Plant Physiol* (2004) 135:254-265.
- BMU, BMWi. Energiekonzept für eine umweltschonende, zuverlässige und bezahlbare Energieversorgung. Broschüre (2010):S. 10.
- Brian PW. Role of Gibberellin-Like Hormones in Regulation of Plant Growth and Flowering. *Nature* (1958) 181:1122-1123.

- Brooking IR, Cohen D. Gibberellin-induced flowering in small tubers of *Zantedeschia* 'Black Magic'. *Sci Hortic-Amsterdam* (2002) 95:63-73.
- Budzikiewicz H, Schäfer M. Massenspektrometrie. Eine Einführung. (2010) 5., vollst. überarb. und aktualisierte Aufl., Nachdr. edn. Weinheim: Wiley-VCH.
- Bünger-Kibler S, Bangerth F. Relationship between cell number, cell size and fruit size of seeded fruits of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.), and those induced parthenocarpically by the application of plant growth regulators. *Plant Growth Regul* (1982) 1:143-154.
- Carlson DR, Dyer DJ, Cotterman CD, Durley RC. The Physiological Basis for Cytokinin Induced Increases in Pod Set in IX93-100 Soybeans. *Plant Physiol* (1987) 84:233-239.
- Champéroux A. Effets de la gibbérelline et de la nutrition azotée sur la croissance et le métabolisme azoté du dactyle. *Annales de Physiologie Végétale* (1962) 4: 99-114.
- Choukan R. An evaluation of heat unit requirement in maize hybrids with different maturity groups in temperate region of Fars. *Iranian Journal of Crop Sciences* (2011) 13:Pe253-Pe268.
- Connor DJ, Sadras VO. Physiology of yield expression in sunflower. *Field Crop Res* (1992) 30:333-389.
- Crozier A, Kuo CC, Durley RC, Pharis RP. The biological activities of 26 gibberellins in nine plant bioassays. *Can J Botany* (1970) 48:867-877.
- Dahanayake SR, Galwey NW. Effects of interactions between low-temperature treatments, gibberellin (GA(3)) and photoperiod on flowering and stem height of spring rape (*Brassica napus* var. *annua*). *Ann Bot-London* (1999) 84:321-327.
- Davies PJ. *Plant Hormones*. (2010) Dordrecht: Springer Netherlands.
- Davis G, Kobayashi M, Phinney BO, Lange T, Croker SJ, Gaskin P, MacMillan J. Gibberellin biosynthesis in maize. Metabolic studies with GA(15), GA(24), GA(25), GA(7), and 2,3-dehydro-GA(9). *Plant Physiol* (1999) 121:1037-1045.
- Dayan J, Schwarzkopf M, Avni A, Aloni R. Enhancing plant growth and fiber production by silencing GA 2-oxidase. *Plant Biotechnol J* (2010) 8:425-435.
- de Boer TJ, Backer HJ. A new method for the preparation of diazomethane. *Recueil des Travaux Chimiques des Pays-Bas* (1954) 73:229-234.
- De Boever JL, Cottyn BG, Andries JI, Buysse FX, Vanacker JM. The use of a cellulase technique to predict digestibility, metabolizable and net energy of forages. *Anim Feed Sci Tech* (1988) 19:247-260.
- Dill A, Thomas SG, Hu JH, Steber CM, Sun TP. The Arabidopsis F-box protein SLEEPY1 targets gibberellin signaling repressors for gibberellin-induced degradation. *Plant Cell* (2004) 16:1392-1405.
- Dogbo O, Camara B. Purification of isopentenyl pyrophosphate isomerase and geranylgeranyl pyrophosphate synthase from *Capsicum* chromoplasts by affinity chromatography. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Lipids and Lipid Metabolism* (1987) 920:140-148.
- Eisenreich W, Rohdich F, Bacher A. Deoxyxylulose phosphate pathway to terpenoids. *Trends Plant Sci* (2001) 6:78-84.
- El-Shourbagy MN, A B, Ghaffar A, El-Naggar RA. Effect of IAA and GA3 on the Anatomical Characteristics, Straw and Fiber Yield and Quality of Flax. *J Agron Crop Sci* (1995) 174:21-26.
- Ercoli L, Mariotti M, Masoni A, Bonari E. Effect of irrigation and nitrogen fertilization on biomass yield and efficiency of energy use in crop production of *Miscanthus*. *Field Crop Res* (1999) 63:3-11.

- Eriksson ME, Israelsson M, Olsson O, Moritz T. Increased gibberellin biosynthesis in transgenic trees promotes growth, biomass production and xylem fiber length. *Nat Biotechnol* (2000) 18:784-788.
- Filek W, Dubert F, Pienkowski S. Influence of exogenous gibberellic acid GA₃ on the generative development of grafts from non-vernalized winter rape *Brassica napus* var. *oleifera* grafted on vernalized stock. *Bulletin of the Polish Academy of Sciences Biological Sciences* (1988) 36:177-182.
- Finn BJ, Nielsen KF. Effects of gibberellin on forage yields of six grass and legume species. *Canadian Jour Plant Sci* (1959) 39:175-182.
- Fisahn J, Hofner W. Influence of a Plant-Growth Regulator on the Sink Capacity of Oilseed Rape (*Brassica-Napus* L). *Journal of Agronomy and Crop Science-Zeitschrift Fur Acker Und Pflanzenbau* (1995) 174:99-109.
- Fujioka S, Yamane H, Spray CR, Gaskin P, Macmillan J, Phinney BO, Takahashi N. Qualitative and Quantitative-Analyses of Gibberellins in Vegetative Shoots of Normal, Dwarf-1, Dwarf-2, Dwarf-3, and Dwarf-5 Seedlings of *Zea-Mays*-L. *Plant Physiol* (1988a) 88:1367-1372.
- Fujioka S, Yamane H, Spray CR, Katsumi M, Phinney BO, Gaskin P, Macmillan J, Takahashi N. The Dominant Non-Gibberellin-Responding Dwarf Mutant (D8) of Maize Accumulates Native Gibberellins. *P Natl Acad Sci USA* (1988b) 85:9031-9035.
- Fujioka S, Yamane H, Spray CR, Phinney BO, Gaskin P, Macmillan J, Takahashi N. Gibberellin A(3) Is Biosynthesized from Gibberellin A(20) via Gibberellin A(5) in Shoots of *Zea mays* L. *Plant Physiol* (1990) 94:127-131.
- Gallego-Giraldo L, Ubeda-Tomas S, Gisbert C, Garcia-Martinez JL, Moritz T, Lopez-Diaz I. Gibberellin homeostasis in tobacco is regulated by gibberellin metabolism genes with different gibberellin sensitivity. *Plant Cell Physiol* (2008) 49:679-690.
- Gan S. The hormonal regulation of senescence. In: P.J. Davies (Hrsg.), *Plant Hormones*, 3. Auflage, Springer Netherlands, Dordrecht. 597-617 (2010).
- Garcia-Martinez JL, Beltran JP. Interaction between vegetative and reproductive organs during early-fruit development in pea. (1992) Dordrecht: Kluwer Academic Publ.
- Ghodrat V, Rousta MJ, Tadaion MS, Karampour A. Yield and yield components of corn (*Zea mays* L.) in response to foliar application with indole butyric acid and gibberellic acid. *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences* (2012) 12:1246-1251.
- Gianfagna TJ, Merritt RH. GA(4/7) promotes stem growth and flowering in a genetic line of *Aquilegia x hybrida* Sims. *Plant Growth Regul* (1998) 24:1-5.
- Goffner D, Cazalis R, Duser CP, Calmes J, Cavalie G. C-14 Photoassimilate Partitioning in Developing Sunflower Seeds. *J Exp Bot* (1988) 39:1411-1420.
- Gou JQ, Ma C, Kadmiel M, Gai Y, Strauss S, Jiang XN, Busov V. Tissue-specific expression of *Populus* C-19 GA 2-oxidases differentially regulate above- and below-ground biomass growth through control of bioactive GA concentrations. *New Phytol* (2011) 192:626-639.
- Graebe JE. GIBBERELLIN BIOSYNTHESIS AND CONTROL. *Annu Rev Plant Phys* (1987) 38:419-465.
- Greenboim-Wainberg Y, Maymon I, Borochoy R, Alvarez J, Olszewski N, Ori N, Eshed Y, Weiss D. Cross Talk between Gibberellin and Cytokinin: The Arabidopsis GA Response Inhibitor SPINDLY Plays a Positive Role in Cytokinin Signaling. *The Plant Cell Online* (2005) 17:92-102.

- Griffiths J, Murase K, Rieu I, Zentella R, Zhang ZL, Powers SJ, Gong F, Phillips AL, Hedden P, Sun TP, Thomas SG. Genetic characterization and functional analysis of the GID1 gibberellin receptors in Arabidopsis. *Plant Cell* (2006) 18:3399-3414.
- Harkess RL, Lyons RE. Gibberellin-Induced and Cytokinin-Induced Growth and Flowering Responses in *Rudbeckia-Hirta* L. *Hortscience* (1994) 29:141-142.
- Heaton E, Voigt T, Long SP. A quantitative review comparing the yields of two candidate C-4 perennial biomass crops in relation to nitrogen, temperature and water. *Biomass Bioenerg.* (2004) 27:21-30.
- Hedden P, Kamiya Y. Gibberellin biosynthesis: Enzymes, genes and their regulation. *Annu Rev Plant Phys* (1997) 48:431-460.
- Heide OM, Blundell C, King RW, Evans LT. Gibberellin substitution for long day secondary induction of flowering in *Poa pratensis*. *Physiol Plantarum* (1998) 104:10-16.
- Helliwell CA, Chandler PM, Poole A, Dennis ES, Peacock WJ. The CYP88A cytochrome P450, ent-kaurenoic acid oxidase, catalyzes three steps of the gibberellin biosynthesis pathway. *Proc Natl Acad Sci U S A* (2001a) 98:2065-2070.
- Helliwell CA, Sullivan JA, Mould RM, Gray JC, Peacock WJ, Dennis ES. A plastid envelope location of Arabidopsis ent-kaurene oxidase links the plastid and endoplasmic reticulum steps of the gibberellin biosynthesis pathway. *The Plant Journal* (2001b) 28:201-208.
- Hirano K, Ueguchi-Tanaka M, Matsuoka M. GID1-mediated gibberellin signaling in plants. *Trends Plant Sci* (2008) 13:192-199.
- Hisamatsu T, Koshioka M, Kubota S, King RW. Effect of gibberellin A(4) and GA biosynthesis inhibitors on growth and flowering of stock *Matthiola incana* (L.) R. Br. *J Jpn Soc Hortic Sci* (1998) 67:537-543.
- Jansen H. Der Einfluß der Stickstoffversorgung auf die Gibberellin-Wirkung bei Tomaten. *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde* (1964) 105:27-37.
- Jensen E, Junttila O. Endogenous Gibberellins in Young Seedlings of Wheat (*Triticum-Aestivum*) Cultivars. *Physiol Plantarum* (1987) 71:277-280.
- Kasahara H, Hanada A, Kuzuyama T, Takagi M, Kamiya Y, Yamaguchi S. Contribution of the mevalonate and methylerythritol phosphate pathways to the biosynthesis of gibberellins in Arabidopsis. *J Biol Chem* (2002) 277:45188-45194.
- Khan NA, Ansari HR, Khan M, Mir R, Samiullah. Effect of phytohormones on growth and yield of Indian mustard. *Indian Journal of Plant Physiology* (2002a) 7:75-78.
- Khan NA, Ansari HR, Samiullah. Effect of Gibberellic Acid Spray and Basal Nitrogen and Phosphorus on Productivity and Fatty Acid Composition of Rapeseed-Mustard. *J Agron Crop Sci* (1997) 179:29-33.
- Khan NA, Mir R, Khan M, Javid S, Samiullah. Effects of gibberellic acid spray on nitrogen yield efficiency of mustard grown with different nitrogen levels. *Plant Growth Regul* (2002b) 38:243-247.
- Khan NA, Mobin M, Samiullah. The influence of gibberellic acid and sulfur fertilization rate on growth and S-use efficiency of mustard (*Brassica juncea*). *Plant Soil* (2005) 270:269-274.
- King RW, Mander LN, Asp T, MacMillan CP, Blundell CA, Evans LT. Selective deactivation of gibberellins below the shoot apex is critical to flowering but not to stem elongation of Lolium. *Mol Plant* (2008) 1:295-307.

- Kobayashi M, Gaskin P, Spray CR, Suzuki Y, Phinney BO, MacMillan J. Metabolism and Biological Activity of Gibberellin A4 in Vegetative Shoots of *Zea mays*, *Oryza sativa*, and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol* (1993) 102:379-386.
- Kurosawa E. Experimental studies on the nature of the substance secreted by the "bakanae" fungus. *Trans Nat Hist Soc Formosa* (1926) 16:213-227.
- Lange MJP, Lange T. Gibberellin biosynthesis and the regulation of plant development. *Plant Biology* (2006) 8:281-290.
- Lange T. Molecular biology of gibberellin synthesis. *Planta* (1998) 204:409-419.
- Lange T, Kappler J, Fischer A, Frisse A, Padeffke T, Schmidtke S, Lange MJP. Gibberellin biosynthesis in developing pumpkin seedlings. *Plant Physiol* (2005) 139:213-223.
- Leiber F, Jančáryová D, Fuchs N. Bodennahe Wärmeprozesse und vegetatives Wachstum bei Sonnenblumen. *Lebendige Erde* (2006) 6:40-43.
- Li J, Yu K, Wei J, Ma Q, Wang B, Yu D. Gibberellin retards chlorophyll degradation during senescence of *Paris polyphylla*. *Biol Plantarum* (2010) 54:395-399.
- Ma Q, Hedden P, Zhang Q. Heterosis in Rice Seedlings: Its Relationship to Gibberellin Content and Expression of Gibberellin Metabolism and Signaling Genes. *Plant Physiol* (2011) 156:1905-1920.
- MacMillan J, Takahash N. Proposed Procedure for Allocation of Trivial Names to Gibberellins. *Nature* (1968) 217:170-&.
- Magome H, Nomura T, Hanada A, Takeda-Kamiya N, Ohnishi T, Shinma Y, Katsumata T, Kawaide H, Kamiya Y, Yamaguchi S. CYP714B1 and CYP714B2 encode gibberellin 13-oxidases that reduce gibberellin activity in rice. *P Natl Acad Sci USA* (2013) 110:1947-1952.
- Martin DN, Proebsting WM, Parks TD, Dougherty WG, Lange T, Lewis MJ, Gaskin P, Hedden P. Feed-back regulation of gibberellin biosynthesis and gene expression in *Pisum sativum* L. *Planta* (1996) 200:159-166.
- Marzouk HA, Kassem HA. Improving yield, quality, and shelf life of Thompson seedless grapevine by preharvest foliar applications. *Sci Hortic-Amsterdam* (2011) 130:425-430.
- McGinnis KM, Thomas SG, Soule JD, Strader LC, Zale JM, Sun TP, Steber CM. The *Arabidopsis* SLEEPY1 gene encodes a putative F-box subunit of an SCF E3 ubiquitin ligase. *Plant Cell* (2003) 15:1120-1130.
- Meier U, Bleiholder H. BBCH-Skala. Phänologische Entwicklungsstadien wichtiger landwirtschaftlicher Kulturen, einschließlich Blattgemüse und Unkräuter. (2006) Clenze: Agrimedia.
- Michelotti V, Carzoli FG, Fambrini M, Salvini M, Pugliesi C. Molecular analysis of a candidate gene to manipulate plant height, gibberellin 2-oxidase1 from sunflower (*Helianthus annuus*). (2009) Hauppauge: Nova Science Publishers, Inc.
- Mobin M, Ansari HR, Khan NA. Timing of GA 3 application to Indian mustard (*Brassica juncea* L.): dry matter distribution, growth analysis and nutrient uptake. *Journal of Agronomy* (2007) 6:53-60.
- Murase K, Hirano Y, Sun TP, Hakoshima T. Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1. *Nature* (2008) 456:459-U415.
- Mutasa-Göttgens E, Hedden P. Gibberellin as a factor in floral regulatory networks. *J Exp Bot* (2009) 60:1979-1989.
- Naghashzadeh M, Rafiee M, Khorgamy A. Evaluation of effects of gibberellic acid on maize (*Zea mays* L.) in different planting dates. 2 (2009) 1:159-162.
- Nishijima T, Katsura N, Koshioka M, Yamazaki H, Nakayama M, Yamane H, Yamaguchi I, Yokota T, Murofushi N, Takahashi N, Nonaka M. Effects of

- gibberellins and gibberellin-biosynthesis inhibitors on stem elongation and flowering of *Raphanus sativus* L. J Jpn Soc Hortic Sci (1998) 67:325-330.
- Nishizawa T, Chen L, Higashitani A, Takahashi H, Takeda K, Suge H. Responses of the first internodes of Hong Mang Mai wheat to ethylene, gibberellins and potassium. Plant Prod Sci (2002) 5:93-100.
- Nitsch JP, Nitsch C. Comparative activities of nine gibberellins in three biological tests English summ. Ann Physiol Veg (1962) 4:85-97.
- Paspatis EA. Effects of gibberellic acid (GA-3) application and nitrogen fertilization on yield and quality of celery. Annales de l'Institut Phytopathologique Benaki (1995) 17:131-139.
- Pereto JG, Beltran JP. Hormone Directed Sucrose Transport during Fruit-Set Induced by Gibberellins in *Pisum-Sativum*. Physiol Plantarum (1987) 69:356-360.
- Phillips AL, Ward DA, Uknes S, Appleford NE, Lange T, Huttly AK, Gaskin P, Graebe JE, Hedden P. Isolation and expression of three gibberellin 20-oxidase cDNA clones from Arabidopsis. Plant Physiol (1995) 108:1049-1057.
- Phinney BO, West CA, Ritzel M, Neely PM. Evidence for "Gibberellin-like" substances from flowering plants. Proc Natl Acad Sci U S A (1957) 43:398-404.
- Rademacher W. GROWTH RETARDANTS: Effects on Gibberellin Biosynthesis and Other Metabolic Pathways. Annu Rev Plant Phys (2000) 51:501-531.
- Radley M. Occurrence of Substances Similar to Gibberellic Acid in Higher Plants. Nature (1956) 178:1070-1071.
- Rieu I, Eriksson S, Powers SJ, Gong F, Griffiths J, Woolley L, Benlloch R, Nilsson O, Thomas SG, Hedden P, Phillips AL. Genetic Analysis Reveals That C-19-GA 2-Oxidation Is a Major Gibberellin Inactivation Pathway in Arabidopsis. Plant Cell (2008a) 20:2420-2436.
- Rieu I, Ruiz-Rivero O, Fernandez-Garcia N, Griffiths J, Powers SJ, Gong F, Linhartova T, Eriksson S, Nilsson O, Thomas SG, Phillips AL, Hedden P. The gibberellin biosynthetic genes AtGA20ox1 and AtGA20ox2 act, partially redundantly, to promote growth and development throughout the Arabidopsis life cycle. Plant J (2008b) 53:488-504.
- Ross JJ, Davidson SE, Wolbang CM, Bayly-Stark E, Smith JJ, Reid JB. Developmental regulation of the gibberellin pathway in pea shoots. Funct Plant Biol (2003) 30:83-89.
- Rukasz I, Michalek W. Effect of foliar application of phytohormones on barley yielding. Annales Universitatis Mariae Curie-Sklodowska. Sectio E Agricultura (2004) 59:1543-1548.
- Sakamoto T, Kobayashi M, Itoh H, Tagiri A, Kayano T, Tanaka H, Iwahori S, Matsuoka M. Expression of a gibberellin 2-oxidase gene around the shoot apex is related to phase transition in rice. Plant Physiol (2001) 125:1508-1516.
- Sasaki A, Itoh H, Gomi K, Ueguchi-Tanaka M, Ishiyama K, Kobayashi M, Jeong DH, An G, Kitano H, Ashikari M, Matsuoka M. Accumulation of phosphorylated repressor for gibberellin signaling in an F-box mutant. Science (2003) 299:1896-1898.
- Shah SH. Effects of nitrogen fertilisation on nitrate reductase activity, protein, and oil yields of *Nigella sativa* L. as affected by foliar GA3 application. Turkish Journal of Botany (2008) 32:165-170.
- Sharma RR, Singh R. Gibberellic acid influences the production of malformed and button berries, and fruit yield and quality in strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.). Sci Hortic-Amsterdam (2009) 119:430-433.

- Shimada A, Ueguchi-Tanaka M, Nakatsu T, Nakajima M, Naoe Y, Ohmiya H, Kato H, Matsuoka M. Structural basis for gibberellin recognition by its receptor GID1. *Nature* (2008) 456:520-U544.
- Shukla DS, Deshmukh PS, Wasnik KG. Effect of gibberellic acid on seed setting and seed filling in sunflower. *Seed Research* (1987) 15:138-142.
- Silverstone AL, Ciampaglio CN, Sun T-p. The Arabidopsis RGA Gene Encodes a Transcriptional Regulator Repressing the Gibberellin Signal Transduction Pathway. *The Plant Cell Online* (1998) 10:155-169.
- Silverstone AL, Tseng T-S, Swain SM, Dill A, Jeong SY, Olszewski NE, Sun T-p. Functional analysis of SPINDLY in gibberellin signaling in Arabidopsis. *Plant Physiol* (2007) 143:987-1000.
- Song J, Guo B, Song F, Peng H, Yao Y, Zhang Y, Sun Q, Ni Z. Genome-wide identification of gibberellins metabolic enzyme genes and expression profiling analysis during seed germination in maize. *Gene* (2011) 482:34-42.
- Souza CA, Coelho CMM, Guidolin AF, Engelsing MJ, Bordin LC. Influence of gibberellic acid on the architecture of common bean plants at early growth development. *Acta Sci-Agron* (2010) 32:325-332.
- Sponsel V. Topic 20.1: Structures of Some Important Gibberellins and Their Precursors, Derivatives, and Inhibitors of Gibberellin Biosynthesis In: Taiz, L. , Zeiger, E. (Hrsg.), *Plant Physiology*, Fifth Edition Online. <<http://www.plantphys.net>> Accessed [12.03.2012] (2010a).
- Sponsel VMuPH. Gibberellin Biosyntheses and Inactivation. In: P.J. Davies (Hrsg.), *Plant Hormones*, 3. Auflage, Springer Netherlands, Dordrecht. 63-94 (2010b).
- Spray CR, Kobayashi M, Suzuki Y, Phinney BO, Gaskin P, MacMillan J. The dwarf-1 (d1) mutant of *Zea mays* blocks three steps in the gibberellin-biosynthetic pathway. *P Natl Acad Sci USA* (1996) 93:10515-10518.
- Srinivasan A, Morgan DG. Growth and development of the pod wall in spring rape (*Brassica napus*) as related to the presence of seeds and exogenous phytohormones. *J Agr Sci* (1996) 127:487-500.
- Sun T-P. Gibberellin transduction in stem elongation & leaf growth. In: P.J. Davies (Hrsg.), *Plant Hormones*, 3. Auflage, Springer Netherlands, Dordrecht. 308-328 (2010).
- Sun TP, Kamiya Y. Regulation and cellular localization of ent-kaurene synthesis. *Physiol Plantarum* (1997) 101:701-708.
- Taiz L, Zeiger E. Topic 20.3: Gibberellin Biosynthesis. *Plant Physiology*. (2010) Sunderland, Mass.: Sinauer.
- Talon M, Koornneef M, Zeevaart JAD. Endogenous Gibberellins in *Arabidopsis-Thaliana* and Possible Steps Blocked in the Biosynthetic Pathways of the Semidwarf Ga4 and Ga5 Mutants. *P Natl Acad Sci USA* (1990) 87:7983-7987.
- Thomas SG, Hedden P. Gibberellin Metabolism and Signal Transduction. In: *Annual Plant Reviews Volume 24: Plant Hormone Signaling* (2007): Blackwell Publishing Ltd. 147-184.
- Thomas SG, Phillips AL, Hedden P. Molecular cloning and functional expression of gibberellin 2-oxidases, multifunctional enzymes involved in gibberellin deactivation. *P Natl Acad Sci USA* (1999) 96:4698-4703.
- Tudzynski B. Gibberellin biosynthesis in fungi: genes, enzymes, evolution, and impact on biotechnology. *Appl Microbiol Biot* (2005) 66:597-611.
- Ubeda-Tomás S, Federici F, Casimiro I, Beemster GTS, Bhalerao R, Swarup R, Doerner P, Haseloff J, Bennett MJ. Gibberellin Signaling in the Endodermis Controls Arabidopsis Root Meristem Size. *Current biology : CB* (2009) 19:1194-1199.

- Ubeda-Tomas S, Swarup R, Coates J, Swarup K, Laplace L, Beemster GTS, Hedden P, Bhalerao R, Bennett MJ. Root growth in *Arabidopsis* requires gibberellin/DELLA signalling in the endodermis. *Nat Cell Biol* (2008) 10:625-628.
- Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Nakajima M, Itoh H, Katoh E, Kobayashi M, Chow TY, Hsing YI, Kitano H, Yamaguchi I, Matsuoka M. GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature* (2005) 437:693-698.
- Ueguchi-Tanaka M, Nakajima M, Motoyuki A, Matsuoka M. Gibberellin receptor and its role in gibberellin signaling in plants. *Annu Rev Plant Biol* (2007) 58:183-198.
- van Iersel M. Auxins affect posttransplant shoot and root growth of vinca seedlings. *Hortscience* (1998) 33:1210-1214.
- Wang Q, Little CHA, Odén PC. Effect of laterally applied gibberellin A4/7 on cambial growth and the level of indole-3-acetic acid in *Pinus sylvestris* shoots. *Physiol Plantarum* (1995) 95:187-194.
- Wang YH, Irving HR. Developing a model of plant hormone interactions. *Plant Signal Behav* (2011) 6:494-500.
- Willige BC, Ghosh S, Nill C, Zourelidou M, Dohmann EM, Maier A, Schwechheimer C. The DELLA domain of GA INSENSITIVE mediates the interaction with the GA INSENSITIVE DWARF1A gibberellin receptor of *Arabidopsis*. *Plant Cell* (2007) 19:1209-1220.
- Woodger F, Jacobsen, J.V., Gubler, F. Gibberellin action in germinated cereal grains. In: P.J. Davies (Hrsg.), *Plant Hormones*, 3. Auflage, Springer Netherlands, Dordrecht. 221-240 (2010).
- Xiao Y-H, Li D-M, Yin M-H, Li X-B, Zhang M, Wang Y-J, Dong J, Zhao J, Luo M, Luo X-Y, Hou L, Hu L, Pei Y. Gibberellin 20-oxidase promotes initiation and elongation of cotton fibers by regulating gibberellin synthesis. *J Plant Physiol* (2010) 167:829-837.
- Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation. *Annu Rev Plant Biol* (2008) 59:225-251.
- Yang W, Cai T, Ni Y, Li Y, Guo J, Peng D, Yang D, Yin Y, Wang Z. Effects of exogenous abscisic acid and gibberellic acid on filling process and nitrogen metabolism characteristics in wheat grains. *Australian Journal of Crop Science* (2013) 7:58-65.
- Zanewich KP, Rood SB, Southworth CE, Williams PH. Dwarf Mutants of Brassica - Responses to Applied Gibberellins and Gibberellin Content. *J Plant Growth Regul* (1991) 10:121-127.
- Zhang CX, Tanabe K, Tamura F, Itai A, Yoshida M. Roles of gibberellins in increasing sink demand in Japanese pear fruit during rapid fruit growth. *Plant Growth Regul* (2007a) 52:161-172.
- Zhang Y, Ni ZF, Yao YY, Nie XL, Sun QX. Gibberellins and heterosis of plant height in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Bmc Genet* (2007b) 8:40-50.

Danksagung

Ich möchte an dieser Stelle all jenen Personen danken, durch deren Hilfe die Verfassung dieser Doktorarbeit erst möglich wurde:

Mein ganz besonderer Dank gilt meinem Doktorvater Herrn Prof. Dr. Theo Lange und meinem Betreuer Herrn Dr. Gerhard Rühl für ihre Unterstützung, Diskussionsbereitschaft und vielen Anregungen. Zudem möchte ich mich bei Prof. Jörg-Michael Greef für die Bereitstellung des Themas bedanken.

Den technischen Mitarbeitern des Julius Kühn-Instituts sei gedankt, durch deren Hilfe erst die Durchführung der umfangreichen Feldversuche sowie Laboranalysen möglich wurde, insbesondere Annette Feige, Heike Bosse, Barbara Graf und Martina Liehr seien hier genannt.

Weiterhin möchte ich Anja Liebrandt für ihre Hilfe bei der Extraktion sowie der Quali- und Quantifizierung der endogenen Gibberelline danken.

Desweiteren danke ich meinen wissenschaftlichen Kollegen und Kolleginnen für den regen Austausch.

Zuletzt möchte ich meinen ganz besonderen Dank meiner Frau, Miira Koltermann, aussprechen für ihre Unterstützung und Nachsichtigkeit.

Anhang

Wetterdaten

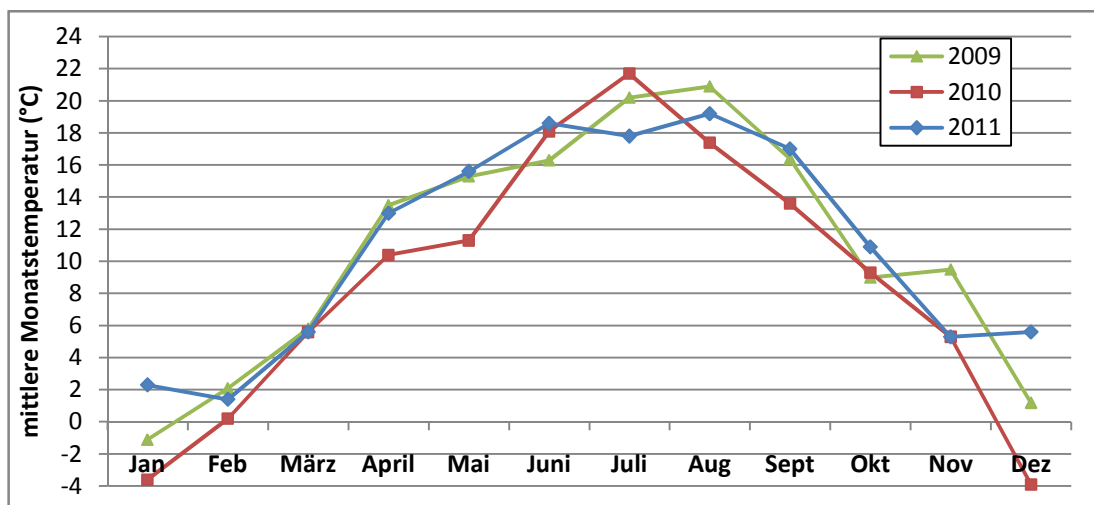


Abb. 45: Jährlicher Verlauf der mittleren Monatstemperaturen (°C) über die drei Feldversuchsjahre (2009 - 2011)

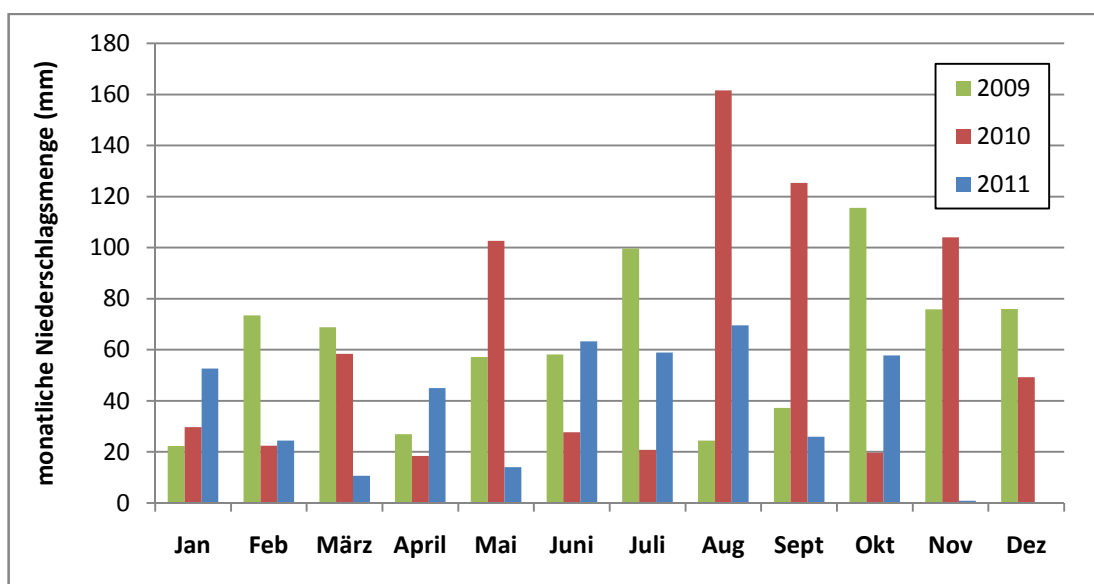


Abb. 46: Verteilung der monatlichen Niederschlagsmenge über die drei Feldversuchsjahre (2009 - 2011)

Statistische Auswertung

Tab. 16: Einfluss der Blattdüngung in den Jahren 2010/2011 auf Kornertrag, TKG, Pflanzenlänge und Blütenkorbdurchmesser, Gesamtfett-, Rohprotein-, Linolsäure-, Ölsäure-, Palmitinsäure- und Stearinsäuregehalt bei Sonnenblume (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und den jeweiligen Applikationstermin, $n = 4$); K1: unbehandelte Kontrolle, K2: Kontrolle mit Blattdüngelösung

Variante	2010		2011	
	Applikation zum Sternstadium	Applikation zu Blühbeginn	Applikation eine Woche vor dem Sternstadium	Applikation zum Sternstadium
Kornertrag (dt/ha)				
K1	23,57 a	23,75 a	24,75 a	22,49 a
K2	23,04 a	21,99 a	24,22 a	22,26 a
TKG (g)				
K1	49,95 a	47,99 a	43,39 a	43,19 a
K2	48,37 a	47,48 a	44,35 a	40,98 a
Pflanzenlänge (m)				
K1	1,64 a	1,72 a	1,73 a	1,78 a
K2	1,74 a	1,50 a	1,72 a	1,65 a
Korbdurchmesser (cm)				
K1	14,87 a	13,65 a	11,86 a	13,11 a
K2	13,81 a	14,64 a	12,34 a	12,15 a
Gesamtfettgehalt (%)				
K1	49,15 a	50,64 a	50,76 a	51,29 a
K2	49,07 a	51,21 a	51,26 a	50,91 a
Rohproteingehalt (%)				
K1	14,32 a	14,81 a	13,96 a	14,16 a
K2	15,08 a	14,87 a	13,86 a	14,13 a
Linolsäure (%)				
K1	78,42 a	78,40 a	74,76 a	74,86 a
K2	78,55 a	78,50 a	74,96 a	74,99 a
Ölsäure (%)				
K1	11,15 a	11,12	14,77 a	14,69 a
K2	10,87 a	11,05	14,65 a	14,60 a
Palmitinsäure (%)				
K1	5,70 a	5,73 a	5,75 a	5,73 a
K2	5,83 a	5,74 a	5,76 a	5,78 a
Stearinsäure (%)				
K1	3,50 a	3,50 a	3,52 a	3,57 a
K2	3,51 a	3,44 a	3,46 a	3,49 a

Tab. 17: Einfluss der Blattdüngung in den Jahren 2010/2011 auf Kornertrag, TKG, Korn- und Strohanteil sowie Stärke- und Rohproteingehalt bei Winterweizen (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und den jeweiligen Applikationstermin, $n = 4$); K1: unbehandelte Kontrolle, K2: Kontrolle mit Blattdüngelösung

Variante	Winterweizen 2010		Winterweizen 2011	
	Applikation nach Bestockung	Applikation zu Blühbeginn	Applikation nach Bestockung	Applikation zu Blühbeginn
Kornertrag (dt/ha)				
K1	68,23 a	64,25 a	43,71 a	46,64 a
K2	66,62 a	65,13 a	41,92 a	45,45 a
TKG (g)				
K1	36,87 a	35,98 a	44,85 a	45,86 a
K2	36,09 a	37,16 a	44,85 a	45,86 a
Kornanteil (%)				
K1	66,99	66,66	40,53	41,39
K2	66,80	65,55	42,65	42,36
Strohanteil (%)				
K1	33,01	33,34	49,57	58,61
K2	33,20	34,45	57,35	57,64
Stärkegehalt (%)				
K1	65,33	65,60	66,65	66,20
K2	65,75	65,70	66,50	65,85
Rohproteingehalt (%)				
K1	15,23	15,20	17,66	17,91
K2	15,32	15,20	17,63	18,15

Tab. 18: Einfluss der Blattdüngung in den Jahren 2010/2011 auf mittlere Triebanzahl 2. und 3. Ordnung, auf mittlere Schotenanzahl sowie -gewicht 1., 2. und 3. Ordnung, mittleres Gesamt-schoten- und -korngewicht von 10 bzw. 20 Rapspflanzen pro Parzelle (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 4$); K1: unbehandelte Kontrolle K2: Kontrolle mit Blattdüngung

Parameter / Variante	Winterraps 2010		Sommerraps 2011	
	K1	K2	K1	K2
mittlere Triebanzahl 2. Ordnung	53 a	54 a	56 a	44 a
mittlere Triebanzahl 3. Ordnung	47 a	49 a	34 a	18 a
mittlere Triebanzahl 3. Ordnung mit gefüllten Schoten	8 a	12 a	-	-
mittleres gefüllte Schotenanzahl 1. Ordnung	-	-	63 a	51 a
mittleres gefüllte Schotenanzahl 2. Ordnung	-	-	122 a	88 a
mittleres gefüllte Schotenanzahl 3. Ordnung	-	-	43 a	21 a
mittleres Schotengewicht (g) 1. Ordnung	-	-	6,35 a	5,13 a
mittleres Schotengewicht (g) 2. Ordnung	-	-	12,77 a	9,72 a
mittleres Schotengewicht (g) 3. Ordnung	-	-	4,25 a	2,77 a
mittleres Gesamtschotengewicht (g)	-	-	23,36 a	17,07 a
mittleres Korngewicht (g)	-	-	4,99 a	2,55 a

Tab. 19: Einfluss der Blattdüngung in den Jahren 2010/2011 auf Kornertrag, TKG, Gesamtfett-, Rohprotein-, Ölsäure-, Linolsäure-, Linolensäure- und Palmitinsäuregehalt bei Raps (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und den jeweiligen Applikationstermin, $n = 4$); K1: unbehandelte Kontrolle, K2: Kontrolle mit Blattdüngung

Variante	Winterraps 2010	Sommerraps 2011
	Kornertrag (dt/ha)	Kornertrag (kg/ha)
K1	38,61 a	149,76 a
K2	38,99 a	150,47 a
TKG (g)		
K1	4,34 a	5,10 a
K2	4,30 a	5,06 a
Gesamtfettgehalt (%)		
K1	50,37 a	39,49 a
K2	50,90 a	39,17 a
Rohproteingehalt (%)		
K1	18,68 a	31,91 a
K2	18,25 a	31,94 a
Ölsäure (%)		
K1	63,83 a	59,16 a
K2	63,98 a	59,38 a
Linolsäure (%)		
K1	18,73 a	20,26 a
K2	18,56 a	20,30 a
Linolensäure (%)		
K1	8,79 a	12,00 a
K2	8,92 a	11,97 a
Palmitinsäure (%)		
K1	4,33 a	4,25 a
K2	4,31 a	4,27 a

Tab. 20: Einfluss der Blattdüngung in den Jahren 2010/2011 auf Gesamtpflanzenbiomasseertrag, Stärke-, Rohprotein-, Rohfaser-, ELOS-, EULOS- und Zuckergehalt bei Mais (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und die jeweilige Sorte, n = 4); K1: unbehandelte Kontrolle, K2: Kontrolle mit Blattdüngung

	Mais 2010	Mais 2011	
Variante	'Atletico'	'Atletico'	'Delitop'
Gesamtpflanzenbiomasseertrag (dt/ha)			
K1	133,97 a	89,93 a	82,88 a
K2	133,15 a	90,65 a	84,74 a
Stärkegehalt (%)			
K1	28,83 a	28,93 a	34,97 a
K2	26,26 a	27,04 a	37,82 a
Rohproteingehalt (%)			
K1	6,55 a	6,62 a	6,54 a
K2	6,45 a	6,06 a	6,77 a
Rohfasergehalt (%)			
K1	21,62 a	21,24 a	19,07 a
K2	24,23 a	22,55 a	17,66 a
ELOS (%)			
K1	66,34 a	65,67 a	69,49 a
K2	66,66 a	63,36 a	70,89 a
EULOS (g/kg TM)			
K1	283,06 a	302,59 a	268,24 a
K2	281,28 a	324,72 a	254,17 a
Zuckergehalt (%)			
K1	-	8,09 a	5,78 a
K2	-	8,06 a	6,52 a

Tab. 21: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Sonnenblume nach Blattapplikation bzw. AHL-Bodeninjektion mit 50 ppm GA₃ bzw. GA_{4/7} im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2009 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Applikationsart; n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen); AHL: Ammonium-Harnstoff-Lösung

Variante	Blattapplikation	AHL-Bodeninjektion
bis Tag 3		
Kontrolle	11,05 a	8,76 a
GA ₃	13,31 a	7,40 a
GA _{4/7}	11,83 a	9,58 a
von Tag 3 bis Tag 7		
Kontrolle	10,69 b	11,10 ab
GA ₃	14,63 a	8,54 b
GA _{4/7}	15,55 a	11,93 a
von Tag 7 bis Tag 9		
Kontrolle	4,98 c	4,76 a
GA ₃	7,41 b	4,58 a
GA _{4/7}	9,21 a	5,76 a
von Tag 9 bis Tag 11		
Kontrolle	7,65 c	10,15 a
GA ₃	12,85 b	10,25 a
GA _{4/7}	14,76 a	11,48 a
von Tag 11 bis Tag 14		
Kontrolle	7,21 c	9,64 a
GA ₃	13,41 b	8,70 a
GA _{4/7}	19,98 a	10,43 a
von Tag 14 bis Tag 16		
Kontrolle	4,99 c	7,44 ab
GA ₃	8,68 b	6,75 b
GA _{4/7}	12,24 a	8,51 a
von Tag 16 bis Tag 23		
Kontrolle	11,99 c	23,46 a
GA ₃	16,59 b	17,35 b
GA _{4/7}	28,69 a	15,70 b
von Tag 23 bis Tag 30		
Kontrolle	21,19 a	33,44 a
GA ₃	21,75 a	28,69 b
GA _{4/7}	27,50 a	25,69 c
von Tag 30 bis Tag 37		
Kontrolle	20,31 a	14,69 a
GA ₃	18,19 a	10,13 b
GA _{4/7}	10,94 b	10,88 ab
von Tag 37 bis Tag 44		
Kontrolle	18,06 a	14,69 a
GA ₃	7,31 b	10,13 b
GA _{4/7}	2,00 a	10,88 ab

Tab. 22: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Sonnenblume nach Wurzelapplikation per 100 ml-Gießlösung mit 10^{-4} mol/l GA_3 bzw. $\text{GA}_{4/7}$ unter Gewächshausbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)

Variante	Gießapplikation
bis Tag 3	
Kontrolle	1,23 a
GA_3	1,65 a
$\text{GA}_{4/7}$	1,59 a
von Tag 3 bis Tag 5	
Kontrolle	2,80 b
GA_3	5,08 a
$\text{GA}_{4/7}$	4,16 a
von Tag 5 bis Tag 7	
Kontrolle	1,96 c
GA_3	3,70 a
$\text{GA}_{4/7}$	3,19 b
von Tag 7 bis Tag 9	
Kontrolle	1,48 c
GA_3	3,01 a
$\text{GA}_{4/7}$	2,51 b
von Tag 9 bis Tag 12	
Kontrolle	3,51 c
GA_3	7,25 a
$\text{GA}_{4/7}$	5,50 b
von Tag 12 bis Tag 14	
Kontrolle	1,80 b
GA_3	3,74 a
$\text{GA}_{4/7}$	2,75 ab
von Tag 14 bis Tag 19	
Kontrolle	7,01 b
GA_3	10,10 a
$\text{GA}_{4/7}$	9,19 a
von Tag 19 bis Tag 26	
Kontrolle	13,85 b
GA_3	15,86 a
$\text{GA}_{4/7}$	14,08 b
von Tag 26 bis Tag 34	
Kontrolle	26,33 a
GA_3	25,25 ab
$\text{GA}_{4/7}$	24,55 b
von Tag 34 bis Tag 42	
Kontrolle	37,05 a
GA_3	34,34 b
$\text{GA}_{4/7}$	32,88 b
von Tag 42 bis Tag 57	
Kontrolle	29,31 a
GA_3	24,13 ab
$\text{GA}_{4/7}$	22,13 b

Tab. 23: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Sonnenblume nach AHL-Bodeninjektion mit 0, 50, 100 bzw. 200 ppm GA₃ bzw. GA_{4/7} im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2009 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Gibberellinart; n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen); AHL: Ammonium-Harnstoff-Lösung

GA/Konzentration	0 ppm	50 ppm	100 ppm	200 ppm
bis Tag 3				
GA ₃	8,76 a	7,40 a	9,54 a	9,59 a
GA _{4/7}	8,76 b	9,58 b	11,79 a	10,30 ab
von Tag 3 bis Tag 7				
GA ₃	11,10 ab	8,54 b	10,71 ab	11,98 a
GA _{4/7}	11,10 ab	11,93 a	13,96 a	13,33 a
von Tag 7 bis Tag 9				
GA ₃	4,76 b	4,58 b	6,35 ab	7,13 a
GA _{4/7}	4,76 b	5,76 ab	6,43 a	5,99 ab
von Tag 9 bis Tag 11				
GA ₃	10,15 a	10,25 a	9,25 a	10,41 a
GA _{4/7}	10,15 a	11,48 a	10,73 a	8,18 a
von Tag 11 bis Tag 14				
GA ₃	9,64 a	8,70 a	11,74 a	11,89 a
GA _{4/7}	9,64 a	10,43 a	13,43 a	13,06 a
von Tag 14 bis Tag 16				
GA ₃	7,44 ab	6,75 a	8,00 a	7,63 a
GA _{4/7}	7,44 ab	8,51 a	8,46 a	6,98 b
von Tag 16 bis Tag 23				
GA ₃	23,46 a	17,35 b	24,41 a	19,08 b
GA _{4/7}	23,46 a	15,70 d	20,15b	17,99 c
von Tag 23 bis Tag 30				
GA ₃	33,44 ab	28,69 b	38,06 a	31,56 ab
GA _{4/7}	33,44 ab	25,69 b	29,88 a	26,00 b
von Tag 30 bis Tag 37				
GA ₃	28,69 a	25,19 a	23,38 a	24,56 a
GA _{4/7}	28,69 a	22,38 b	24,31 ab	22,38 b
von Tag 37 bis Tag 44				
GA ₃	14,69 a	10,13 b	9,31 b	7,69 b
GA _{4/7}	14,69 a	10,88 a	11,06 a	10,56 a

Tab. 24: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Mais nach Blattapplikation bzw. AHL-Bodeninjektion mit 50 ppm GA₃ bzw. GA_{4/7} im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2009 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Applikationsart; n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen); AHL: Ammonium-Harnstoff-Lösung

Variante	Blattapplikation	AHL-Bodeninjektion
bis Tag 3		
Kontrolle	16,89 b	16,64 a
GA ₃	18,10 b	17,70 a
GA _{4/7}	21,31 a	17,23 a
von Tag 3 bis Tag 7		
Kontrolle	18,13 a	22,18 a
GA ₃	20,74 a	16,95 b
GA _{4/7}	17,91 a	15,81 b
von Tag 7 bis Tag 9		
Kontrolle	7,21 a	5,99 a
GA ₃	6,09 a	5,59 a
GA _{4/7}	5,68 a	8,10 a
von Tag 9 bis Tag 11		
Kontrolle	8,40 a	10,10 b
GA ₃	10,30 a	12,33 a
GA _{4/7}	10,09 a	10,38 b
von Tag 11 bis Tag 14		
Kontrolle	14,99 a	19,49 a
GA ₃	12,56 a	18,75 a
GA _{4/7}	15,54 a	20,04 a
von Tag 14 bis Tag 16		
Kontrolle	7,54 a	10,68 a
GA ₃	6,74 a	9,55 a
GA _{4/7}	6,76 a	9,59 a
von Tag 16 bis Tag 23		
Kontrolle	17,11 a	22,19 a
GA ₃	13,65 a	15,18 a
GA _{4/7}	15,36 a	21,00 a
von Tag 23 bis Tag 30		
Kontrolle	19,63 a	23,31 a
GA ₃	12,44 b	26,19 a
GA _{4/7}	18,31 ab	26,13 a
von Tag 30 bis Tag 37		
Kontrolle	8,81 a	7,63 a
GA ₃	2,38 c	5,38 a
GA _{4/7}	5,63 b	6,13 a

Tab. 25: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Mais nach AHL-Bodeninjektion mit 0, 50, 100 bzw. 200 ppm GA₃ bzw. GA_{4/7} im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2009 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Gibberellinart; n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen); AHL: Ammonium-Harnstoff-Lösung

GA/Konzentration	0 ppm	50 ppm	100 ppm	200 ppm
bis Tag 3				
GA ₃	16,64 b	17,70 b	20,55 ab	25,45 a
GA _{4/7}	16,64 a	17,23 a	17,59 a	18,31 a
von Tag 3 bis Tag 7				
GA ₃	22,28 a	16,95 ab	17,89 ab	10,45 b
GA _{4/7}	22,18 a	15,81 b	18,34 b	19,30 ab
von Tag 7 bis Tag 9				
GA ₃	5,99 a	5,59 a	8,43 a	8,85 a
GA _{4/7}	5,99 a	8,10 a	7,46 a	7,65 a
von Tag 9 bis Tag 11				
GA ₃	10,10 b	12,33 ab	12,55 a	11,09 ab
GA _{4/7}	10,10 a	10,38 a	11,49 a	10,74 a
von Tag 11 bis Tag 14				
GA ₃	19,49 a	18,75 a	21,03 a	18,49 a
GA _{4/7}	19,49 a	20,04 a	19,29 a	19,43 a
von Tag 14 bis Tag 16				
GA ₃	10,66 a	9,55 a	10,83 a	10,00 a
GA _{4/7}	10,68 a	9,59 a	10,25 a	10,64 a
von Tag 16 bis Tag 23				
GA ₃	22,19 a	15,18 b	22,53 a	21,93 a
GA _{4/7}	22,19 a	21,00 a	22,63 a	23,61 a
von Tag 23 bis Tag 30				
GA ₃	23,31 b	26,19 ab	24,50 ab	28,63 a
GA _{4/7}	23,31 a	26,13 a	25,25 a	23,69 a
von Tag 30 bis Tag 37				
GA ₃	7,63 a	5,38 a	7,56 a	8,56 a
GA _{4/7}	7,63 a	6,13 a	9,06 a	8,69 a

Tab. 26: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen nach Blattapplikation bei Maissorte 'PR39G12' nach Blattapplikation zum BBCH 16 (6-Blatt-Stadium) und bei Maissorte 'Atletico' zum BBCH 18/32 (8-Blatt-Stadium mit zwei Knoten) mit jeweils 50 ppm GA₃ bzw. GA_{4/7} im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2009 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für den jeweiligen Applikationstermin; n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen)

Variante / Maissorte und Applikationstermin	'PR39G12' zum BBCH 16	'Atletico' zum BBCH 18/32
bis Tag 3		
Kontrolle	16,89 b	9,78 c
GA ₃	18,10 b	14,80 a
GA _{4/7}	21,31 a	12,29 b
von Tag 3 bis Tag 7		
Kontrolle	18,13 a	11,88 b
GA ₃	20,74 a	14,11 a
GA _{4/7}	17,91 a	18,73 a
von Tag 7 bis Tag 9		
Kontrolle	7,21 a	7,45 a
GA ₃	6,09 a	6,53 a
GA _{4/7}	5,68 a	7,19 a
von Tag 9 bis Tag 11		
Kontrolle	8,40 a	10,28 a
GA ₃	10,30 a	8,81 a
GA _{4/7}	10,09 a	10,35 a
von Tag 11 bis Tag 14		
Kontrolle	14,99 a	6,15 a
GA ₃	12,56 a	6,25 a
GA _{4/7}	15,54 a	8,35 a
von Tag 14 bis Tag 16		
Kontrolle	7,54 a	6,38 a
GA ₃	6,74 a	7,81 a
GA _{4/7}	6,76 a	8,48 a
von Tag 16 bis Tag 23		
Kontrolle	17,11 a	19,54 a
GA ₃	13,65 a	20,61 a
GA _{4/7}	15,36 a	20,50 a

Tab. 27: Längenzuwachs (cm) bei Mais nach Blattapplikation mit 10^{-4} mol/l GA₃, GA₄ bzw. GA_{4/7} in einer Blattdüngelösung inkl. Tensidzusatz bzw. in einer wässrigen Lösung inkl. Zusatz des Netzmittels „Break-Thru“ im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für jeweilige Formulierung/Netzmittel; n = 6)

Variante	Break-Thru	Blattdüngelösung
Tag 3		
Kontrolle	12,47 a	12,93 b
GA ₄	13,52 a	15,93 a
GA ₃	14,75 a	15,42 a
GA ₇	14,65 a	14,82 ab
Tag 7		
Kontrolle	26,68 a	25,52 b
GA ₄	27,48 a	28,53 ab
GA ₃	26,45 a	29,67 a
GA ₇	27,55 a	31,18 a
Tag 9		
Kontrolle	32,05 a	32,47 b
GA ₄	33,75 a	35,13 ab
GA ₃	33,28 a	36,73 a
GA ₇	33,37 a	37,97 a
Tag 11		
Kontrolle	36,28 a	36,22 b
GA ₄	38,20 a	38,72 ab
GA ₃	36,78 a	39,82 ab
GA ₇	38,42 a	42,05 a
Tag 14		
Kontrolle	43,07 ab	40,25 b
GA ₄	45,28 a	43,48 ab
GA ₃	41,78 b	45,58 b
GA ₇	43,77 ab	49,32 a
Tag 16		
Kontrolle	46,63 a	44,30 c
GA ₄	48,93 a	47,17 bc
GA ₃	44,93 a	50,23 ab
GA ₇	47,30 a	53,82 a
Tag 18		
Kontrolle	50,72 a	50,05 b
GA ₄	53,93 a	52,28 b
GA ₃	50,57 a	55,37 ab
GA ₇	52,00 a	59,32 a
Tag 21		
Kontrolle	60,93 ab	58,33 b
GA ₄	63,83 a	60,73 b
GA ₃	58,70 b	64,25 ab
GA ₇	60,98 ab	68,97 a
Tag 23		
Kontrolle	70,88 ab	67,97 b
GA ₄	73,10 a	71,53 b
GA ₃	68,57 b	74,77 ab
GA ₇	71,58 ab	79,35 a
Tag 25		
Kontrolle	83,53 a	81,10 b
GA ₄	86,70 a	85,33 ab
GA ₃	82,87 a	89,13 a
GA ₇	85,10 a	92,40 a
Tag 28		
Kontrolle	103,82 a	101,62 b
GA ₄	104,57 a	106,30 ab
GA ₃	102,73 a	105,45 ab
GA ₇	104,70 a	109,18 a
Tag 30		
Kontrolle	114,53 a	113,18 a
GA ₄	115,03 a	117,98 a
GA ₃	113,63 a	115,48 a
GA ₇	116,50 a	118,87 a

Tab. 28: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Mais nach Blattapplikation mit 10^{-4} mol/l GA₃, GA₄ bzw. GA_{4/7} in einer Blattdüngelösung inkl. Tensidzusatz bzw. in einer wässrigen Lösung inkl. Zusatz des Netzmittels „Break-Thru“ im Gefäßversuch unter Freilandbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für jeweilige Formulierung/Netzmittel; n = 6)

Variante	Break-Thru	Blattdüngelösung
bis Tag 3		
Kontrolle	12,50 a	12,93 b
GA ₄	13,50 a	15,93 a
GA ₃	14,80 a	15,42 ab
GA ₇	14,70 a	14,82 a
Tag3 bis Tag 7		
Kontrolle	14,22 a	12,58 b
GA ₄	13,97 a	12,60 b
GA ₃	11,70 a	14,25 ab
GA ₇	12,90 a	16,37 a
Tag 7 bis Tag 9		
Kontrolle	5,37 a	6,95 a
GA ₄	6,27 a	6,60 a
GA ₃	6,83 a	7,07 a
GA ₇	5,82 a	6,78 a
Tag 9 bis Tag 11		
Kontrolle	4,23 a	3,75 a
GA ₄	4,45 a	3,58 a
GA ₃	3,50 a	3,08 a
GA ₇	5,05 a	4,08 a
Tag 11 bis Tag 14		
Kontrolle	6,78 a	4,03 b
GA ₄	7,08 a	4,77 ab
GA ₃	5,00 a	5,77 ab
GA ₇	5,35 a	7,27 a
Tag 14 bis Tag 16		
Kontrolle	3,7 a	4,05 a
GA ₄	3,65 a	3,68 a
GA ₃	3,15 a	4,65 a
GA ₇	3,53 a	4,50 a
Tag 16 bis Tag 18		
Kontrolle	4,08 a	5,75 a
GA ₄	5,00 a	5,12 a
GA ₃	5,63 a	5,13 a
GA ₇	4,70 a	5,50 a
Tag 18 bis Tag 21		
Kontrolle	10,22 a	8,28 a
GA ₄	9,90 a	8,45 a
GA ₃	8,13 a	8,88 a
GA ₇	8,98 a	9,65 a
Tag 21 bis Tag 23		
Kontrolle	9,95 a	9,63 a
GA ₄	9,27 a	10,80 a
GA ₃	9,87 a	10,52 a
GA ₇	10,60 a	10,38 a
Tag 23 bis Tag 25		
Kontrolle	12,65 a	13,13 a
GA ₄	13,60 a	13,80 a
GA ₃	14,30 a	14,37 a
GA ₇	13,52 a	13,05 a
Tag 25 bis Tag 28		
Kontrolle	20,28 a	20,52 a
GA ₄	17,87 a	20,97 a
GA ₃	19,87 a	16,32 b
GA ₇	19,60 a	16,78 b
Tag 28 bis Tag 30		
Kontrolle	10,72 a	11,57 a
GA ₄	10,47 a	11,68 a
GA ₃	10,90 a	10,03 a
GA ₇	11,80 a	9,68 a

Tab. 29: Längenzuwachs (cm) zwischen den Boniturterminen bei Mais nach Blattapplikation mit 10^{-4} mol/l GA₄ in einer Blattdüngelösung inkl. Tensidzusatz bzw. in einer wässrigen Lösung inkl. Zusatz des Netzmittels „Proagro-Netzmittel“, „ProNet-Alfa“ oder „Break-Thru“ unter Gewächshausbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für jeweilige Formulierung/Netzmittel; n = 4 mit jeweils 2 Pflanzen)

Variante	Proagro-Netzmittel	ProNet-Alfa	Break-Thru	Blattdüngelösung
bis Tag 1				
Kontrolle	2,35 a	2,35 a	2,35 a	3,00 a
GA ₄	1,25 b	1,98 a	1,75 a	2,00 a
Tag 1 bis Tag 2				
Kontrolle	1,98 a	1,98 a	1,98 a	2,18 a
GA ₄	2,60 a	2,20 a	2,10 a	2,55 a
Tag 2 bis Tag 3				
Kontrolle	2,50 a	2,50 b	2,50 b	0,83 b
GA ₄	2,60 a	4,25 a	4,90 a	2,38 a
Tag 3 bis Tag 4				
Kontrolle	2,40 b	2,40 a	2,40 b	2,18 b
GA ₄	4,90 a	4,58 a	5,08 a	4,68 a
Tag 4 bis Tag 5				
Kontrolle	2,05 a	2,05 a	2,05 b	1,68 b
GA ₄	2,75 a	3,95 a	3,97 a	4,40 a
Tag 5 bis Tag 6				
Kontrolle	1,38 b	1,38 b	1,38 a	2,30 b
GA ₄	2,75 a	2,70 a	1,90 a	4,43 a
Tag 6 bis Tag 7				
Kontrolle	2,33 a	2,33 a	2,33 a	2,48 b
GA ₄	3,00 a	3,38 a	2,13 a	3,90 a
Tag 7 bis Tag 8				
Kontrolle	2,63 a	2,63 a	2,63 a	1,68 a
GA ₄	3,45 a	3,53 a	2,33 a	2,23 a
Tag 8 bis Tag 9				
Kontrolle	1,88 a	1,88 a	1,88 a	1,50 b
GA ₄	1,20 a	2,40 a	1,47 a	3,40 a
Tag 9 bis Tag 10				
Kontrolle	2,00 a	2,00 a	2,00 a	1,68 a
GA ₄	1,25 b	2,00 a	0,47 b	3,85 a
Tag 10 bis Tag 13				
Kontrolle	5,10 a	5,10 a	5,10 a	4,20 a
GA ₄	4,40 a	4,35 a	1,83 b	4,15 a
Tag 13 bis Tag 14				
Kontrolle	1,80 a	1,80 a	1,80 a	3,50 a
GA ₄	0,85 a	1,70 a	0,78 b	3,75 a
Tag 14 bis Tag 15				
Kontrolle	8,17 a	8,17 a	8,17 a	4,52 a
GA ₄	5,65 a	7,70 a	6,20 a	2,05 b

Tab. 30: Längenzuwachs (cm) bei Mais nach Blattapplikation mit 10^{-4} mol/l GA_4 in einer Blattdüngelösung inkl. Tensidzusatz bzw. in einer wässrigen Lösung inkl. Zusatz des Netzmittels „Proagro-Nettmittel“, „ProNet-Alfa“ oder „Break-Thru“ unter Gewächshausbedingungen im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für jeweilige Formulierung/Nettmittel; $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)

Variante	Proagro-Nettmittel	ProNet-Alfa	Break-Thru	Blattdüngelösung
Tag 1				
Kontrolle	2,35 a	2,35 a	2,35 a	3,00 a
GA_4	1,25 b	1,98 a	1,75 a	2,00 a
Tag 2				
Kontrolle	4,33 a	4,33 a	4,33 a	5,18 a
GA_4	3,85 a	4,18 a	3,85 a	4,55 a
Tag 3				
Kontrolle	6,83 a	6,83 a	6,83 a	6,00 a
GA_4	5,45 a	8,43 a	8,75 a	6,93 a
Tag 4				
Kontrolle	9,23 a	9,23 b	9,23 a	8,18 a
GA_4	10,35 a	13,00 a	13,83 a	11,60 a
Tag 5				
Kontrolle	11,23 a	11,23 b	11,23 b	9,85 a
GA_4	13,10 a	16,95 a	19,13 a	16,00 a
Tag 6				
Kontrolle	12,65 a	12,65 b	12,65 b	12,15 b
GA_4	15,85 a	19,65 a	21,03 a	20,43 a
Tag 7				
Kontrolle	14,98 b	14,98 b	14,98 b	14,63 b
GA_4	18,85 a	23,03 a	23,17 a	24,33 a
Tag 8				
Kontrolle	17,60 b	17,60 b	17,60 b	16,30 b
GA_4	22,30 a	26,55 a	25,50 a	26,55 a
Tag 9				
Kontrolle	19,48 a	19,48 b	19,48 b	17,80 b
GA_4	23,50 a	28,95 a	26,97 a	29,55 a
Tag 10				
Kontrolle	21,48 a	21,48 b	21,48 b	19,48 b
GA_4	24,75 a	30,95 a	27,43 a	33,80 a
Tag 13				
Kontrolle	26,58 a	26,58 b	26,58 a	23,68 b
GA_4	29,15 a	35,30 a	29,27 a	37,95 a
Tag 14				
Kontrolle	28,38 a	28,38 b	28,38 a	26,18 b
GA_4	30,00 a	37,00 a	30,00 a	40,70 a
Tag 15				
Kontrolle	36,55 a	36,55 a	36,55 a	30,70 b
GA_4	35,65 a	44,70 a	36,20 a	42,75 a

Tab. 31: Längenzuwachs (cm) selektierter „kurzer“ Chinaschilftriebe zum jeweiligen Boniturtermin nach Blattapplikation mit 0, 25, 50, 75, 100 ppm GA_3 bzw. $\text{GA}_{4/7}$ im Jahr 2009 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für die jeweilige Gibberellinart; $n = 3$ mit jeweils 3 Trieben)

Variante	0 ppm	25 ppm	50 ppm	75 ppm	100 ppm
Tag 13					
GA_3	7,65 a	7,49 a	6,38 a	8,35 a	9,15 a
$\text{GA}_{4/7}$	7,65 b	8,52 b	14,79 ab	22,12 a	21,81 a
Tag 20					
GA_3	15,09 a	15,29 a	12,38 a	15,18 a	15,20 a
$\text{GA}_{4/7}$	15,09 b	13,99 b	19,22 ab	28,46 a	28,13 a
Tag 27					
GA_3	21,70 a	21,29 a	18,65 a	20,87 a	21,03 a
$\text{GA}_{4/7}$	21,70 ab	18,24 b	23,54 ab	32,84 a	30,53 ab
Tag 41					
GA_3	35,11 a	33,92 a	28,81 a	32,82 a	33,94 a
$\text{GA}_{4/7}$	35,11 a	30,43 a	33,50 a	39,97 a	30,43 a

Tab. 32: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ auf Kornertrag, TKG, Pflanzenlänge und Blütenkorbdurchmesser bei Sonnenblume in den Jahren 2010/2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und den jeweiligen Applikationstermin, n = 4); WW: Wechselwirkung, n. s.: nicht signifikant

	2010		2011	
Variante	Applikation zum Sternstadium	Applikation zu Blühbeginn	Applikation eine Woche vor dem Sternstadium	Applikation zum Sternstadium
Kornertrag (dt/ha)				
Kontrolle (K2)	23,04 a	21,98 a	24,22 a	22,26 a
GA ₄	21,31 a	23,23 a	24,73 a	23,47 a
GA ₇	23,33 a	21,09 a	23,55 a	19,75 a
Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.			Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: p = 0,012; WW: n. s.	
TKG (g)				
Kontrolle (K2)	48,37 a	47,48 a	44,35 a	40,98 a
GA ₄	47,88 a	47,42 a	43,11 a	43,85 a
GA ₇	47,59 a	47,53 a	45,41 a	41,53 a
Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.			Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.	
Gesamtpflanzenbiomasse (kg TM) anhand von 20 Pflanzen/Parzelle				
Kontrolle (K2)	3,35 a	3,22 a	3,31 a	3,32 a
GA ₄	3,40 a	3,01 a	3,00 a	3,51 a
GA ₇	3,27 a	3,04 a	3,29 a	3,38 a
Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.			Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.	
Pflanzenlänge (m) anhand von 20 Pflanzen/Parzelle				
Kontrolle (K2)	1,74 a	1,50 a	1,72 a	1,65 a
GA ₄	1,67 a	1,67 a	1,69 a	1,66 a
GA ₇	1,70 a	1,54 a	1,74 a	1,61 a
Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.			Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.	
Korbdurchmesser (cm) anhand von 20 Pflanzen/Parzelle				
Kontrolle (K2)	13,81 a	14,64 a	12,34 a	12,15 a
GA ₄	14,89 a	14,31 a	12,19 a	12,71 a
GA ₇	13,75 a	14,74 a	12,38 a	12,38 a
Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.			Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.	

Tab. 33: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ auf den Reifegrad der Sonnenblumen im Jahr 2011 (Kruskal-Wallis-H-Test $p \leq 0,05$ für den jeweiligen Applikationstermin, n = 4)

Variante	Applikation eine Woche vor dem Sternstadium	Applikation zum Sternstadium
Kontrolle (K2)	3,0	4,0
Kontrolle (K2)	4,0	3,0
Kontrolle (K2)	4,0	4,0
Kontrolle (K2)	4,0	4,0
GA ₄	3,0	3,0
GA ₄	3,0	3,0
GA ₄	3,0	3,0
GA ₄	4,0	3,0
GA ₇	3,0	4,0
GA ₇	3,0	3,0
GA ₇	3,0	3,0
GA ₇	4,0	4,0
	Kruskal-Wallis-H-Test: Pr > Chi-Quadrat 0.2848	Kruskal-Wallis-H-Test: Pr > Chi-Quadrat 0.1108

Tab. 34: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ auf die Gehalte an Linol-, Öl-, Palmitin- und Stearinsäure in Sonnenblumenkörnern im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für den jeweiligen Applikationstermin, n = 4); WW: Wechselwirkung, n. s.: nicht signifikant

Variante	Applikation zum Sternstadium	Applikation zu Blühbeginn
Linolsäure (%)		
Kontrolle (K2)	78.55 a	78.50 a
GA ₄	78.39 a	78.46 a
GA ₇	78.63 a	78.88 a
Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s. ; WW: n. s.		
Ölsäure (%)		
Kontrolle (K2)	10.87 a	11.05 a
GA ₄	11.21 a	11.17 a
GA ₇	10.91 a	10.77 a
Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s. ; WW: n. s.		
Palmitinsäure (%)		
Kontrolle (K2)	5.83 a	5.74 a
GA ₄	5.74 a	5.70 a
GA ₇	5.79 a	5.76 a
Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s. ; WW: n. s.		
Stearinsäure (%)		
Kontrolle (K2)	3.51 a	3.44 a
GA ₄	3.41 a	3.41 a
GA ₇	3.45 a	3.32 a
Behandlungsvariante: p = 0,0234; Applikationstermin: p = 0,0202 ; WW: n. s.		

Tab. 35: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₃, GA₄, GA_{4/7} bzw. GA₇ auf Kornertrag sowie Stärke- und Rohproteingehalt bei Winter- bzw. Sommerraps in den Jahren 2010/2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr, n = 5)

Variante	Winterraps 2010	Sommerraps 2011
	Kornertrag (dt/ha)	Kornertrag (kg/ha)
Kontrolle (K2)	38,99 a	150,47 a
GA ₃	36,21 a	113,96 a
GA ₄	37,58 a	144,39 a
GA _{4/7}	37,15 a	135,13 a
GA ₇	37,22 a	111,12 a
Gesamtfettgehalt (%)		
Kontrolle (K2)	50,90 a	39,17 a
GA ₃	50,72 a	39,05 a
GA ₄	50,72 a	39,80 a
GA _{4/7}	50,56 a	39,21 a
GA ₇	50,85 a	39,12 a
Rohproteingehalt (%)		
Kontrolle (K2)	18,25 a	31,94 a
GA ₃	18,31 a	31,61 a
GA ₄	18,65 a	31,59 a
GA _{4/7}	18,40 a	31,90 a
GA ₇	18,53 a	31,70 a

Tab. 36: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₃, GA₄, GA_{4/7} bzw. GA₇ auf die Gehalte an Öl-, Linol-, Linolen- und Palmitinsäure in Rapskörnern in den Jahre 2010/2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr, n = 5)

Variante	Winterraps 2010	Sommerraps 2011
Ölsäure (%)		
Kontrolle (K2)	63,98 a	59,38 a
GA ₃	63,96 a	59,53 a
GA ₄	63,96 a	59,53 a
GA _{4/7}	64,01 a	59,34 a
GA ₇	64,30 a	59,51 a
Linolsäure (%)		
Kontrolle (K2)	18,56 a	20,30 a
GA ₃	18,62 a	20,03 a
GA ₄	18,54 a	19,90 a
GA _{4/7}	18,62 a	20,05 a
GA ₇	18,38 a	20,03 a
Linolensäure (%)		
Kontrolle (K2)	8,92 a	11,97 a
GA ₃	8,85 a	11,79 a
GA ₄	8,80 a	11,93 a
GA _{4/7}	8,84 a	11,70 a
GA ₇	8,70 a	11,59 a
Palmitinsäure (%)		
Kontrolle (K2)	4,31 a	4,27 a
GA ₃	4,31 a	4,32 a
GA ₄	4,34 a	4,21 a
GA _{4/7}	4,32 a	4,35 a
GA ₇	4,31 a	4,36 a

Tab. 37: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₃, GA₄, GA_{4/7} bzw. GA₇ auf das TKG von Sommerraps im Jahr 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, n = 5)

Variante	TKG (g)
Kontrolle (K2)	5,06 a
GA ₃	5,08 a
GA ₄	5,02 a
GA _{4/7}	4,97 a
GA ₇	4,99 a

Tab. 38: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₃, GA₄, GA_{4/7} bzw. GA₇ auf mittlere Triebanzahl 2. und 3. Ordnung sowie 3. Ordnung mit gefüllten Schoten von 10 Winterrapspflanzen pro Parzelle im Jahr 2010 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, n = 4)

Winterraps 2010			
Variante	mittlere Triebanzahl 2. Ordnung	mittlere Triebanzahl 3. Ordnung	mittlere Triebanzahl 3. Ordnung mit gefüllten Schoten
Kontrolle (K2)	54 a	49 a	12 a
GA ₃	57 a	52 a	23 a
GA ₄	54 a	44 a	15 a
GA _{4/7}	55 a	52 a	17 a
GA ₇	50 a	42 a	8 a

Tab. 39: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₃, GA₄, GA_{4/7} bzw. GA₇ auf mittlere Triebanzahl 2. und 3. Ordnung, auf mittlere Schotenanzahl sowie -gewicht 1., 2. und 3. Ordnung, mittleres Gesamtschoten- und -korngewicht von 20 Sommerrapspflanzen pro Parzelle im Jahr 2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, n = 4)

Sommerraps 2011										
Variante	mittlere Triebanzahl 2. Ordnung	mittlere Triebanzahl 3. Ordnung	mittlere gefüllte Schotenanzahl 1. Ordnung	mittlere gefüllte Schotenanzahl 2. Ordnung	mittlere gefüllte Schotenanzahl 3. Ordnung	mittleres Schotengewicht 1. Ordnung (g)	mittleres Schotengewicht 2. Ordnung (g)	mittleres Schotengewicht 3. Ordnung (g)	mittleres Gesamtschoten- gewicht (g)	mittleres Korngewicht (g)
Kontrolle (K2)	44 a	18 a	51 ab	88 a	21 a	5,13 a	9,72 a	2,77 a	17,07 a	2,55 a
GA ₃	56 a	47 a	49 ab	133 a	75 a	4,78 a	13,48 a	3,77 a	22,03 a	4,01 a
GA ₄	50 a	37 a	51 ab	129 a	81 a	3,14 a	14,57 a	5,75 a	23,45 a	4,17 a
GA _{4/7}	60 a	46 a	28 b	127 a	48 a	5,70 a	15,58 a	7,64 a	28,92 a	5,75 a
GA ₇	45 a	22 a	52 ab	148 a	48 a	4,31 a	11,08 a	6,57 a	21,96 a	3,28 a

Tab. 40: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ auf Kornertrag, TKG, Korn- und Strohanteil sowie Stärke- und Rohproteingehalt bei Winterweizen in den Jahren 2010/2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und den jeweiligen Applikationstermin, n = 4); WW: Wechselwirkung, n. s.: nicht signifikant

Variante	2010		2011	
	Applikation nach Bestockung	Applikation zu Blühbeginn	Applikation nach Bestockung	Applikation zu Blühbeginn
Kornertrag (dt/ha)				
Kontrolle (K2)	66,62 a	65,13 a	41,92 a	45,45 a
GA ₄	69,25 a	64,18 a	41,92 a	45,45 a
GA ₇	63,96 a	66,52 a	44,45 a	45,53 a
	Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.		Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.	
TKG (g)				
Kontrolle (K2)	36,87 a	35,98 a	45,70 a	46,03 a
GA ₄	36,51 a	36,85 a	46,22 a	45,49 a
GA ₇	37,60 a	36,78 a	46,28 a	46,33 a
	Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.		Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.	
Kornanteil (%)				
Kontrolle (K2)	66,80 a	65,55 a	42,65 a	42,36 a
GA ₄	65,14 a	66,86 a	38,90 a	41,24 a
GA ₇	66,65 a	66,94 a	42,94 a	43,12 a
	Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.		Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.	
Strohanteil (%)				
Kontrolle (K2)	33,20 a	34,45 a	57,35 a	57,64 a
GA ₄	34,86 a	33,14 a	61,10 a	58,76 a
GA ₇	33,55 a	33,06 a	57,06 a	56,88 a
	Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.		Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.	
Stärkegehalt (%)				
Kontrolle (K2)	65,75 a	65,70 a	66,50 a	65,85 a
GA ₄	65,84 a	66,10 a	66,25 a	66,37 a
GA ₇	65,76 a	66,35 a	66,23 a	66,03 a
	Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.		Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.	
Rohproteingehalt (%)				
Kontrolle (K2)	15,32 a	15,20 a	17,63 a	18,15 a
GA ₄	15,52 a	15,70 a	17,84 a	17,78 a
GA ₇	15,71 a	15,49 a	17,88 a	18,12 a
	Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.		Behandlungsvariante: n. s.; Applikationstermin: n. s.; WW: n. s.	

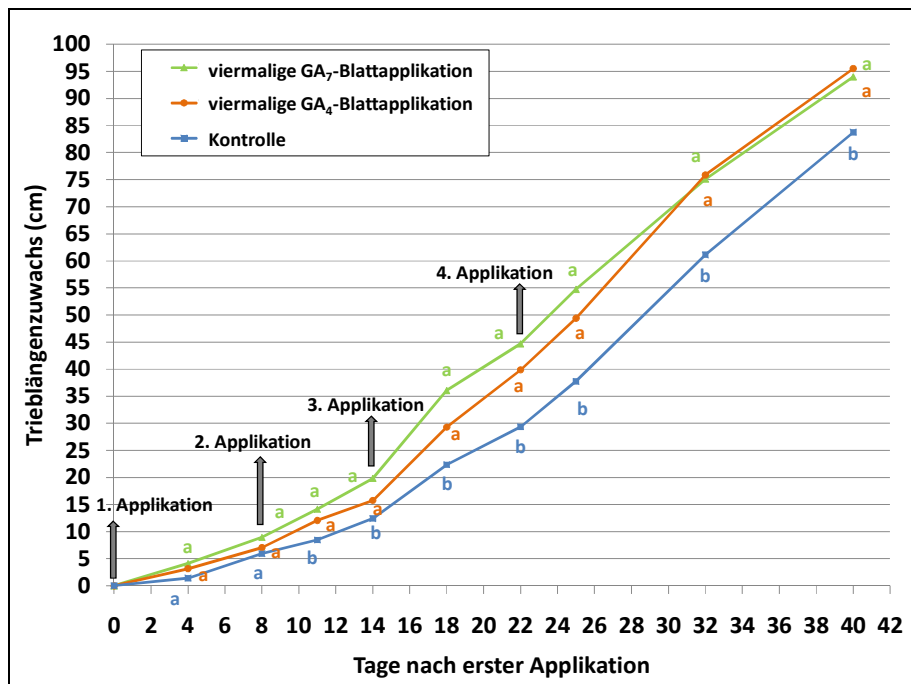


Abb. 47: Verlauf des Längenzuwachses der „langen“ Chinaschilfftriebe im Jahr 2011 bei vierfacher Blattapplikation mit GA₄ bzw. GA₇ (jeweils 5×10^{-5} mol/l) zu einer Anfangshöhe von ca. 12 cm sowie 8, 14 und 22 Tage danach (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$)

Tab. 41: Einfluss der vierfachen Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ im Jahr 2011 auf den Trieb­längenzuwachs und den Gesamtpflanzenbiomassertrag zur Ernte im darauffolgenden Jahr 2012 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 3$)

Variante	Trieb­längenzuwachs (cm) zur Ernte	Gesamtpflanzenbiomasse (kg TM/Parzelle) zur Ernte
Kontrolle	193,92 a	5,85 a
GA ₄	189,00 a	5,88 a
GA ₇	191,06 a	5,90 a

Tab. 42: Einfluss der Blattapplikation mit 5×10^{-5} mol/l GA₄ bzw. GA₇ auf Gesamtpflanzenbiomassertrag sowie Stärke-, Rohprotein-, Rohfaser-, EULOS- und ELOS-gehalt bei Mais in den Jahren 2010/2011 (Tukey-Test $p \leq 0,05$ für das jeweilige Jahr und die jeweilige Sorte, $n = 4$)

Mais 2010		Mais 2011	
Variante	'Atletico'	'Atletico'	'Delitop'
Gesamtpflanzenbiomassertrag (dt/ha)			
Kontrolle (K2)	133,15 a	90,65 a	84,74 a
GA ₄	130,96 a	88,02 a	80,79 a
GA ₇	145,31 a	90,34 a	83,98 a
Stärkegehalt (%)			
Kontrolle (K2)	26,26 a	27,04 a	37,82 a
GA ₄	30,91 a	30,83 a	32,94 a
GA ₇	29,29 a	31,55 a	34,71 a
Rohproteingehalt (%)			
Kontrolle (K2)	6,45 a	6,06 a	6,77 a
GA ₄	6,72 a	6,62 a	6,38 a
GA ₇	6,80 a	6,62 a	6,84 a
Rohfasergehalt (%)			
Kontrolle (K2)	24,23 a	22,55 a	17,66 a
GA ₄	21,07 a	20,40 a	20,91 a
GA ₇	20,51 a	19,72 a	19,19 a
ELOS (%)			
Kontrolle (K2)	66,66 a	63,36 a	70,89 a
GA ₄	68,70 a	66,45 a	66,87 a
GA ₇	66,10 a	67,31 a	69,54 a
EULOS (g/kg TM)			
Kontrolle (K2)	281,28 a	324,72 a	254,17 a
GA ₄	264,59 a	294,73 a	293,66 a
GA ₇	288,81 a	289,15 a	268,21 a

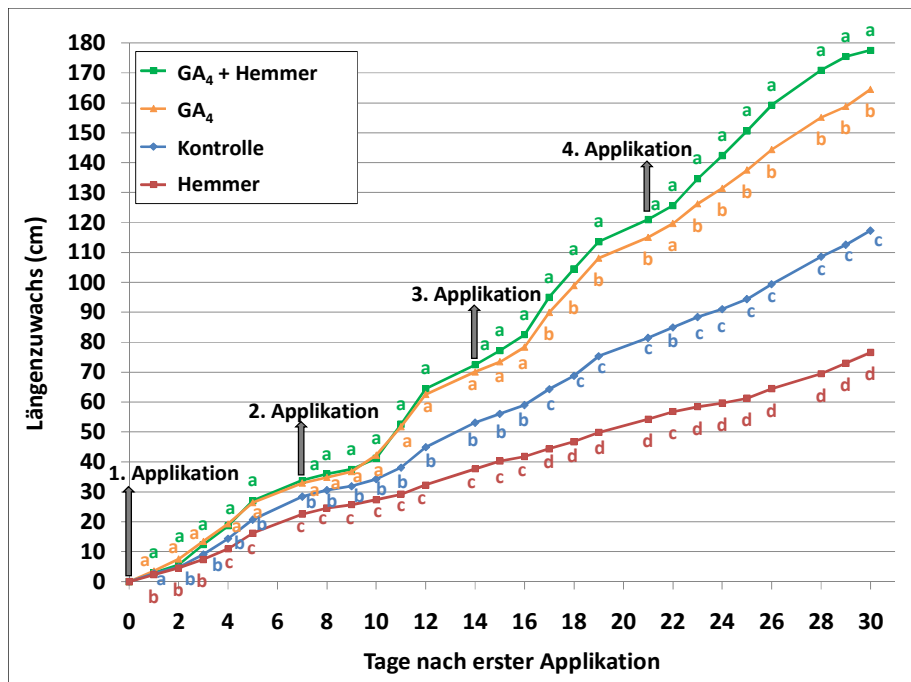


Abb. 48: Längenzuwachs bei Mais nach vierfacher Blattapplikation mit dem Wachstumshemmer Moddus, GA₄ bzw. GA₄ + Hemmer (Moddus, jeweils 10⁻⁴ mol/l) zum BBCH 13 (3-Blatt-Stadium) sowie 7, 14 und 21 Tage danach unter Gewächshausbedingungen in Juni 2012 (Tukey-Test $p \leq 0,05$, $n = 4$ mit jeweils 2 Pflanzen)